ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 74

11

НОЯБРЬ

«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1989

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*), Ю. Л. Меницкий (*зам. главного редактора*), И. О. Байтулин, Э. Ц. Габриэлян, Б. Н. Головкин, Н. И. Караева, Л. И. Малышев, Г. Ш. Нахуцришвили, Л. И. Орёл, К. М. Сытник, Х. Х. Трасс, С. С. Харкевич

EDITORIAL BOARD

A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), Yu. L. Menitsky (*Associate Editor*), A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*), I. O. Baytulin, E. Ts. Gabrielian, B. N. Golovkin, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevich, L. I. Malyshev, G. Sh. Nakhutzrishvili, L. I. Oryol, K. M. Sytnik, H. H. Trass

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *А. Х. Салтанаева* и *С. И. Семиглазова*

Сдано в набор 8.08.89. Подписано к печати 16.10.89. М-34263. Формат бумаги $70\times100^{1}/_{16}$.
Бумага книжно-журнальная № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 12.35.
Усл. кр.-от. 12.74. Уч.-изд. л. 14.09. Тираж 2220. Тип. зак. 1865. Цена 1 р. 90 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», Ленинградское отделение.
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 350-73-36

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»,
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

ТОМ 74 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1989, № 11

УДК 581.55

Я. Баркман

СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О НЕПРЕРЫВНОСТИ И ДИСКРЕТНОСТИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА И ПРИРОДЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ В ФИТОСОЦИОЛОГИЧЕСКОЙ ШКОЛЕ БРАУН-БЛАНКЕ[1]

J. BARKMAN. MODERN CONCEPTS OF VEGETATIVE COVER CONTINUITY AND DISCONTINUITY AND OF THE NATURE OF PLANT COMMUNITIES IN THE BRAUN-BLANQUET SCHOOL OF PHYTOSOCIOLOGY

В противоречиях между сторонниками концепций континуума и фитоценоза необходимо различать две проблемы: природу растительных сообществ как таковую и пространственную неоднородность растительного покрова. Между неорганизованными группировками растений и высокоструктурированными сообществами существует типологический континуум. Но все они могут быть классифицированы флористически в иерархическую систему. В формировании растительности принимают участие как стохастические, так и детерминированные процессы, но только последние представляют интерес с биологической точки зрения. Конкретный растительный покров более или менее прерывист. Как абсолютная континуальность, так и очень резкие границы для него не характерны. Абстрактные растительные сообщества (синтаксоны) разграничены менее резко, и географические варианты одного синтаксона на большой площади часто представляют собой типологический континуум. С этих позиций следует признать полезность как процедуры ординации, так и классификации; их использование зависит от специфики и целей исследования.

Самым фундаментальным конфликтом в науке о растительности было противоречие между индивидуалистической (Л. Г. Раменский в СССР, Lenoble во Франции, Gleason в США) и холистической (В. Н. Сукачев в СССР, J. Braun-Blanquet во Франции, Clements в США) концепциями. Из-за доминирующего положения в науке трех последних упомянутых ученых этот конфликт в 20-е годы нашего столетия сошел на нет, но в 50-е годы он возродился с новой силой благодаря таким приверженцам индивидуалистической концепции, как R. Whittaker, J. Bray и J. Curtis в США, и таким чемпионам холистического взгляда на проблему, как R. Tüxen в Германии и Braun-Blanquet во Франции. Конфликт был в основном разрешен в 60-е годы главным образом благодаря Whittaker. Дискуссия в этом конфликте была не совсем четкой из-за того, что оппоненты смешивали две различные проблемы: природу растительности (растительных сообществ) и горизонтальную пространственную неоднородность растительного покрова.

---

[1] Сообщение 371 Биологической станции Вайстер, Нидерланды. Примечание редакции: настоящей статьей открывается серия из 4 публикаций проф. Я. Баркмана (Нидерланды), основой которых послужили лекции, прочитанные им в Ботаническом институте в сентябре 1988 г. Перевод Н. В. Матвеевой (БИН АН СССР).

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1989 г.

Природа растительных сообществ

На одном конце шкалы мнений по данной проблеме мы находим точку зрения Clements: каждое конкретное сообщество (фитоценоз) является суперорганизмом, который рождается, растет, взрослеет и умирает. На другом — позиция Gleason и др.: растительность есть набор отдельных, независимых видов, встречающихся во всевозможных комбинациях. Последнее фактически означает, что, с философской точки зрения, растительность не существует как некая целостность, а фитосоциология (или фитоценология) не существует как наука. Приверженцы школы Браун-Бланке придерживаются промежуточного взгляда. Растительные сообщества не являются суперорганизмами, они не рождаются, не воспроизводят себя и не развиваются в направлении к одной единственной зрелой стадии (моноклимаксу). Сукцессии нельзя сравнивать с эмбриологическим развитием особи растения.

В очень открытых группировках виды не имеют связей друг с другом и являются по сути группой видов, отобранных средой, подобно группе пациентов в приемной зубного врача. А может отсутствовать и отбор средой, когда условия местообитания по всем показателям являются средними, например на новых польдерах, на парах, на руинах разбомбленных городов, на участках свободной земли, подготовленных для строительства новых городских районов. Флористический состав таких группировок случаен и полностью зависит от того, какие виды со зрелыми плодами оказались по соседству с образовавшимися открытыми участками земли.

По мнению представителей школы Браун-Бланке, подавляющее большинство растительных сообществ демонстрируют существование как взаимоотношений между растениями, так и структуры. Они являют собой некую реальность более высокого порядка, нежели просто видовые популяции. Теоретически эта школа соглашается с теми русскими авторами (например, с Сукачевым и Алехиным), которые вводили существование взаимоотношений и структуры в свои определения фитоценоза и по этой причине не относили к фитоценозам сорную растительность пахотных полей.

Однако имеются по крайней мере три практических возражения против такого жесткого различия между растительностью и нерастительностью (скоплениями видов). Во-первых, наличие градиента (в типологическом смысле) между случайными хаотическими группировками растений и высокоструктурированными, сбалансированными сообществами, такими, как, например, тропические дождевые леса. Провести где бы то ни было резкую границу невозможно. Во-вторых, в полевых условиях крайне трудно решить, имеются ли взаимоотношения между видами или нет. В аридных районах проективное покрытие растений бывает очень незначительным, и может показаться, что растения совершенно изолированы друг от друга, однако при этом может существовать сильная корневая конкуренция. Так, например, в разреженной саванне Северной Африки с *Cedrus* кроны деревьев занимают всего лишь 5 %, а их корневые системы охватывают 75 % территории. Даже в прохладном влажном климате, например в Нидерландах, может существовать сильное аллелопатическое взаимодействие с помощью корневых выделений или химических веществ, смываемых с надземных частей растений (мхов, лишайников), как это, вероятно, происходит в богатой лишайниками ассоциации Spergulo-Corynephoretum на сухих внутренних песчаных дюнах. Эти пионерные сообщества, несмотря на их сильную разреженность, фактически не проявляют ни малейшей тенденции к сукцессии в течение более 30 лет. В-третьих, гибкая система школы Браун-Бланке позволяет все участки растительности Земли классифицировать в единой типологической иерархической системе, так что нет нужды исключать из нее пионерные группировки, в которых предполагается отсутствие взаимоотношений между растениями.

Существуют, однако, два типа сообществ растений, которые школа Браун-Бланке не рассматривает как растительность — это растения, посаженные человеком, и растения, которые не имеют контакта со своим субстратом.

Лучшее определение растительности в школе Браун-Бланке было, по моему мнению, дано V. Westhoff (1951), позднее им же несколько модифицированное (Westhoff, 1970): «Растительность есть масса особей живущих или ископаемых растений на земле или на ее части, связанных с тем местом, где они преуспевают или преуспевали, и в том сочетании, которое образовалось в результате их совместного существования». Поскольку такое сочетание растений часто определяется воздействием животных, ветра или водных потоков, я думаю, что лучше говорить о группировках растений, не созданных человеком с преднамеренной целью. Все сказанное означает, что фитосоциология Браун-Бланке из концепции растительности исключает такие образования, как скопление морских фукусовых водорослей, выброшенных на берег приливом; скопление пыльцы, накопившейся в болоте; посадки растений на клумбе; но в то же время включает такую не совсем естественную растительность, как мхи и лишайники на стенах домов, грибы и плесень на старом башмаке в лесу или водорослевые обрастания на днище корабля, даже если корабль курсирует между Норвегией и Бразилией (интересная экологическая ситуация!). Посев культуры в поле также не рассматривается как растительность, тогда как спонтанная сорная растительность в том же поле таковой считается. Единственное противоречие в школе Браун-Бланке заключается в отнесении к понятию растительности древесных плантаций вместе с самими деревьями, в то время как если строго придерживаться изложенных принципов, то в это понятие следует включать только нижние ярусы таких посадок. Исходя из собственного определения Westhoff считает коллекцию ископаемых растений растительностью, поскольку растения не переносились с места на место, подобно пыльце. Но я думаю, большинство фитоценологов предпочтут ограничить понятие растительности только живыми растениями.

В последнее время появляется все больше и больше фактов наличия тонких связей в растительном покрове. Так, недавно было показано, что деревья могут взаимодействовать и обмениваться водой и питательными веществами путем непосредственного соприкосновения корней, или же могут быть объединены общими симбиотическими грибами. Точно так же особи различных видов трав могут быть непосредственно связаны VAM-микоризой. Известны и тройные связи, например между деревьями, микоризными грибами и голосапрофитными (*Neottia*, *Corallorhiza*) или гемисапрофитными (*Goodyera*, *Pyrola*) травами. Самое последнее открытие — это «разговаривающие» деревья. При поражении листьев насекомыми эти деревья вырабатывают летучие фенолы, которые стимулируют другие (неповрежденные) деревья продуцировать защитные репеллентные вещества (Baldwin, Schultz, 1983).[2] Вполне может оказаться, что симбиотические связи и кооперация имеют большее значение в развитии растительных сообществ, чем конкуренция.

Обсуждаемая полемика также связана с тем, являются ли растительность, ее экология и сукцессия детерминированными или стохастическими явлениями (Mirkin, 1987). Я думаю, эта проблема несущественна, поскольку как детерминированные, так и стохастические процессы всегда играли роль в формировании растительности. Хотя, конечно, можно поспорить относительно того, какие процессы доминируют. Я твердо убежден, что в природе преобладают детерминированные процессы, потому что это все чаще подтверждается современными исследованиями. Более фундаментальным является вопрос, относится ли изучение стохастических процессов к фитоценологии и вообще к биологии. Правда, чисто стохастическое броуновское движение твердых частиц в жидкости было открыто в растениях (кристаллы гипса в вакуолях одноклеточной водоросли *Closterium*), но имеет ли такое наблюдение биологический смысл? Если биология есть изучение структур и процессов, характерных для живого вещества, тогда в ее рамках должны изучаться только детерминированные процессы. Стохастические явления встречаются повсюду в неживой природе и не являются специфическими для жизни.

---

[2] Критика этих выводов S. V. Fowler и J. H. Lawton (1985) не была убедительной.

Вряд ли логично связывать вопрос о том, является ли растительность чем-то бо́льшим, чем простое скопление индивидуумов или видовых популяций, с вопросом, могут ли быть выделены фитоценозы, т. е. с вопросом, является ли растительный покров дискретным или непрерывным. Но как раз это и делалось в дискуссии. Даже в совершенно гомогенной растительности без всяких границ в любой точке градиента могут существовать тонкие взаимоотношения между всеми растениями и животными. И совершенно дискретные фитоценозы могут быть результатом прерывности среды без влияния взаимодействий видов.

Континуум против дискретности

Сторонники континуальной теории полагают, что растительность земного шара представляет собой один огромный континуальный градиент. Резкие границы встречаются, но, по их мнению, они либо искусственны, либо редки и совпадают со случайными редкими границами в градиенте окружающей среды. Так, в том же самом градиенте, но в другой местности эта граница может оказаться на совершенно другой точке шкалы растительности и привести к различной типологии. Трудности с этой теорией состоят в том, что если резкая граница в растительности совпадает с границами выделов среды, то теория подтверждается, а если границы среды и растительности не совпадают, то можно сделать заключение, что, очевидно, этот фактор среды не является биологически важным, а значит, и это не противоречит теории. Таким образом, теория континуума становится абсолютно непогрешимой (Shipley, Keddy, 1987).

Последователи концепции дискретности растительности (концепция фитоценоза) полагают, что растительность Земли представляет собой «лоскутное одеяло» и что «лоскуты» относительно гомогенны и разделены не резкими, но относительно различимыми границами (узкими, более гетерогенными зонами). «Лоскуты» называют фитоценозами. Отсюда фитоценоз, по моему мнению, наилучшим способом определяется как «конкретный сегмент растительности, в котором внутренние флористические различия меньше, чем различия с окружающей растительностью». Проблема флористической гомогенности, однако, очень сложна и должна обсуждаться отдельно. Включение в определение фитоценоза таких признаков, как взаимопомощь и конкуренция между особями растений, адаптация к условиям местообитания и координированное использование его ресурсов, саморегуляция, самовоспроизводство, гармония, состояние равновесия, стабильность (различные определения Сукачева, см.: Westhoff, 1970), имеет серьезный недостаток, который заключается в том, что в большинстве случаев мы не знаем, выполняются ли эти условия. Даже гомогенность среды фитоценоза может только подразумеваться, но никогда не может быть доказана.

Предполагается, что похожие фитоценозы повторяются в сходных местообитаниях, поэтому они могут быть объединены в абстрактные типы. Такие абстрактные типы в Нидерландах называют ценонами, термином, почти идентичным термину нодум, предложенному M. Poore (1956) в Великобритании. В дополнение к тому, о чем говорилось выше, сторонники школы Браун-Бланке полагают, что «лоскуты» растительности наилучшим образом характеризуются их полным флористическим составом и что в пределах гомогенного (с климатической и историко-географической точек зрения) района одни и те же комбинации видов повторяются там, где мы имеем те же самые условия и ту же самую сукцессионную стадию. Видовые комбинации, как полагают, наилучшим образом отражают условия местообитания, поскольку каждый вид является индикатором среды, а их совместное присутствие индицирует более узкий диапазон факторов среды. Амплитуды видов могут быть в дальнейшем даже сужены из-за конкуренции. Абстрактные типы, основанные на общей флористической композиции, называются синтаксонами. Они представляют собой особый случай ценонов, поскольку выделение последних может базироваться на доминировании, внешнем облике, структуре местообитания, продуктивности или месте в сукцессионной серии.

Обсуждаемая полемика была, на мой взгляд, отчасти вопросом психологического отношения: неверия в существование фитоценозов, а также жесткого применения принципа экономии, который предписывает не предполагать сложного объяснения там, где очевидны более простые. Вторая причина непонимания заключалась в том, что американские сторонники теории континуума (по крайней мере в первый период своих исследований) анализировали только распределение деревьев и кустарников, хотя травы и мхи обычно лучше индицируют границы. С другой стороны, мы должны признать, что в школе Браун-Бланке описания переходных сообществ часто не включались в обработку, а обрабатывались описания ядер сообществ. Иногда описания таких переходных сообществ даже не делались или же в поле предпочтение отдавалось сообществам, в которых присутствовали действительные или предполагаемые характерные виды. Я могу сослаться на фундаментальную критику Poore (1955) и реакцию на эту критику Barkman (1958) и Moore (1962).

В дальнейшем дискуссия была несколько запутана благодаря совмещению понятий фитоценоза и фитоценона, а также из-за смешения эффекта эдафических (локальных) и климатических (региональных) границ. В работах исследователей школы Браун-Бланке было хорошо показано, что реальные границы (между фитоценозами) могут отсутствовать (локальный континуум) или быть очень резкими (обычно из-за деятельности человека), но оба случая довольно редки, а в подавляющем большинстве конкретные границы не очень резкие. Shipley и Keddy (1987) ясно продемонстрировали, что как на нижних, так и на верхних пределах плавных градиентов среды виды могут образовывать группы, но в рассматриваемом ими случае группы видов на нижних границах не совпадали с группами видов на верхних границах.

Еще менее резки абстрактные границы между локальными типами (синтаксонами), а абстрактные границы между географическими вариантами одного синтаксона обычно очень нечеткие или вообще отсутствуют. То, что Bray и Curtis (1957) обнаружили в своем первом исследовании, когда они сравнивали изменения в пределах одного типа леса в направлении с севера на юг в штате Висконсин, было исследованием еще одного типа границ. Можно было бы получить тот же результат, если сравнивать сухие дубовые леса от Амстердама до Москвы. Объяснение такого рода изменений, конечно, в том, что климат на больших расстояниях обычно меняется очень постепенно, локальные изменения среды обычно более прерывисты.

Наконец, можно спросить, почему наиболее отчетливы конкретные границы фитоценозов. Во-первых, условия среды, которые бы демонстрировали постепенные изменения одновременно всех факторов, маловероятны. Если же хотя бы один фактор меняется резко, растительность покажет то же самое. Но можно сказать и больше. Когда условия среды изменяются постепенно, пределы толерантности видов будут приходиться на определенные точки градиента, и если эти виды — эдификаторы, то они будут коренным образом менять структуру растительности, микроклимат, физические и химические свойства подстилки настолько, что изменится все сообщество. Нормально, когда экологические амплитуды видов перекрываются довольно значительно, но если два вида принадлежат к одной форме роста и одной экологической нише и оба являются потенциальными доминантами, то переходная зона между ними будет сужена до резкой границы из-за того, что, с одной стороны, такой границы сильнее позиция вида *А*, с другой — вида *Б*. В Нидерландах это хорошо видно в пустошах на бедных кислых песках на пологих склонах с градиентом почвенной влажности. Во влажных долинах доминирует *Erica tetralix*, на сухих холмах — *Calluna vulgaris*. Переходная зона между сообществами намного уже, чем можно было ожидать исходя из потенциальных пределов экологического диапазона этих видов. Это легко доказать путем удаления одного из них.

Таким образом, даже на основе теоретических построений можно предположить, что дискретность должна быть правилом в растительном покрове. Линней сказал: «Natura non facit saltum»,[3] но лучше изменить это выражение: «Natura semper facit saltos».[4] В этой связи интересно отметить, что наиболее крайняя точка зрения была высказана Du Rietz (1921), а именно, что ассоциации в природе обычно резко разграничены даже там, где условия среды меняются постепенно. Это понятно, потому что оригинальные ассоциации Du Rietz (позднее названные социациями) основывались на доминировании, а как мы только что видели, изменения в доминировании от одного вида к другому обычно резкие. Но если такое изменение не влияет на другие виды, школа Браун-Бланке не считает такую границу границей между двумя ассоциациями или субассоциациями, а в лучшем случае рассматривает ее как границу между двумя фациями. Только если два вида являются эдификаторами, сильно и различным образом изменяющими среду, тогда и школой Браун-Бланке признается резкая граница между двумя ассоциациями. Как это выразил Б. М. Миркин (Миркин, 1977, 1981, цит. по: Mirkin, 1987): «решающим фактором является качество доминантов и их влияние на абиотическую среду». Мнение Миркина, что подход Браун-Бланке лучше соответствует идее континуума, чем классификации и подходы шведско-скандинавской и русской школ, основанные на доминантах, содержит долю истины. Но это не означает, что концепция континуума принята и широко используется последователями Браун-Бланке в современной фитоценологии, и, конечно, нельзя считать истинным его утверждение, что в фитоценологии «организмистская концепция заменилась концепцией континуума». Миркин упоминает ряд советских приверженцев новой парадигмы и говорит, что в их работах идея континуальности растительности уживается с признанием и различением синтаксонов. По нашему мнению, однако, как раз конкретная растительность обычно дискретна, а синтаксоны гораздо более континуальны.

Наконец, нужно обратиться к некоторым ценным замечаниям Whittaker (1972). Он подчеркивал, что, за исключением какой-то конкретной ситуации в частном случае (дискретности или непрерывности), мы всегда можем использовать оба подхода. Даже при наличии континуума можно различать типы определенного ранга, хотя ограничения в этом случае будут совершенно искусственны. Но все-таки гораздо легче общаться с коллегами по поводу Festuca rubra-Agrostis capillaris-тип, чем по поводу точки 51.3 на оси *X* в ординационной схеме. С другой стороны, всегда можно, а иногда желательно ординировать дискретные типы. От целей исследования будет зависеть, какому из методов отдать предпочтение.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Baldwin I. T., *Schultz J. C.* Rapid changes in tree leaf chemistry induced by damage: evidence for communication between plants // Science. 1983. N 221. P. 277—279. — *Barkman J. J.* Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Van Gorcum, Assen, 1958.

---

[3] Природа не делает скачка.

[4] Природа всегда делает скачки.

628 p. — *Bray J. R.*, *Curtis J. T.* An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin // Ecol. Monogr. 1957. N 27. P. 325—349. — *Du Rietz G. E.* Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. Akad. Abhandl. Uppsala, Holzhausen, Wien, 1921. 267 p. — *Fowler S. V.*, *Lawton J. H.* Rapidly induced defenses and talking trees: the devil's advocate position // The Am. Nat. 1985. N 126 (2). P. 181—195. — *Mirkin B. M.* Paradigm change and vegetation classification in Soviet phytocoenology // Vegetatio. 1987. N 68. P. 131—138. — *Moore J. J.* The Braun-Blanquet system: a reassesment // Journ. Ecol. 1962. N 10. P. 761—769. — *Poore M. E. D.* The use of phytosociological methods in ecological investigations. I, II, III // Journ. Ecol. 1955. N 43. P. 226—269; 606—651. — *Poore M. E. D.* The use of phytosociological methods in ecological investigations. IV. General discussion on phytosociological problems // Journ. Ecol. 1956. N 44. P. 28—50. — *Shipley B.*, *Keddy P. A.* The individualistic and community-unit concepts as falsifiable hypotheses // Vegetatio. 1987. N 69. P. 47—55. — *Westhoff V.* An analysis of some concepts and terms in vegetation study or phytocenology // Synthese. 1951. N 8. P. 194—206. — *Westhoff V.* Vegetation study as a branch of biological science // Miscell. Papers. 1970. N 5, Landbouwhogeschool Wageningen. P. 11—30. — *Whittaker R. H.* Convergences of ordination and classification // R. Tüxen (ed.) Grundfragen und Methoden in der Pflanzensoziologie. Ber. Symp. Int. Ver. kunde. 1970. Berlin, 1972. P. 39—58.

Биологическая станция Вайстер,
Нидерланды.

Получено 24 III 1989.

SUMMARY

In the controversy between the adherents of the continuum concept and the phytocoenosis concept, two problems must be distinquished: the nature of vegetation as such and the actual pattern of the vegetation. It is argued that there is a continuous typological gradient from non-organized plant aggregations to highly structured communities. However, all of them can be classified floristically in hierarchic system. Recent findings point more and more to intimate biological relations among plants of the same and of different species other than competition. It is argued that both stochastic and deterministic processes play a role in vegetation, but only the latter are intersting from a biological point of view. Concrete vegetation is usually more or less discontinuous, rarely continuous or divided by sharp boundaries. Abstract local plant communities are somewhat less clearly delimited and geographical variations of one community type over its whole area is often continuous. Apart from this question, both ordination and classification may be useful in all situations, depending on the specific aims of study.

УДК 561 : 581.9 (478.9)

А. Г. Штефырца

ПРЕДСТАВИТЕЛИ РОДОВ *MYRICA, CARYA, PUNICA* И *PERIPLOCA* В РАННЕСАРМАТСКОЙ ФЛОРЕ БУРСУКА (МОЛДАВИЯ)

A. G. SHTEPHYRTZA. REPRESENTATIVES OF THE GENERA *MYRICA*, *CARYA*, *PUNICA* AND *PERIPLOCA* IN THE EARLY SARMATIAN FLORA OF BURSUK (MOLDAVIA)

Из раннесарматской флоры Бурсука описаны 5 новых для ископаемой флоры Молдавии видов: *Myrica laevigata*, *Carya denticulata*, *Punica paleogranatum*, *Periploca graeca*, *P. kryshtofovichii*.

Местонахождение ископаемых остатков растений близ с. Бурсук в Молдавии является одним из наиболее богатых на территории Европы, его возраст по фаунистическим комплексам датирован нижним горизонтом нижнего сармата (Саянов и др., 1962; Чумаков и др., 1984).

К настоящему времени накопились значительные сведения по данной флоре (Негру, 1972, 1980, 1988; Штефырца, 1974, 1978, 1980, 1982, 1985, 1987а, б, 1988, 1989), однако обработка дополнительных материалов выявляет новые и интересные, с точки зрения биоэкологических особенностей, виды.

В настоящей статье описываются 5 видов, новых для ископаемой флоры Молдавии: *Myrica laevigata* (Heer) Sap., *Carya denticulata* (O. Web.) W. Schimp., *Punica paleogranatum* Kutuzk., *Periploca graeca* L., *P. kryshtofovichii* Kornilova. Из них только *Carya denticulata* является компонентом лесного полога мезофильных лесов, тогда как *Myrica laevigata* и *Punica paleogranatum*, вероятно, входили в состав ксерофильных формаций, а *Periploca graeca* и *P. kryshtofovichii* увеличивают группу лиан. Последние во флоре Бурсука представлены в основном листопадными лиановидными кустарниками, произрастающими под пологом леса, но есть и виды, входящие в состав маквиса (*Smilax*) или других ксерофильных формаций (*Cocculus*).

Наибольший интерес представляет находка *Punica paleogranatum*, так как представители этого рода очень редко встречаются в ископаемом состоянии. На территории СССР до сих пор был известен только из верхнего миоцена г. Апшеронска на Северном Кавказе. К категории редко встречающихся видов относится и *Myrica laevigata*: кроме Бурсука этот вид обнаружен только на Северном Кавказе в позднесарматской флоре Армавира. Из современных видов, близких к ископаемому, один распространен в Африке, а остальные — в Евразии южнее 45° с. ш.

Коллекция хранится в Ботаническом саду Академии наук Молдавской ССР под № 1 и 11.

Ниже даются описания ископаемых видов растений.

Myricaceae

Myrica laevigata (Heer) Sap.

Табл. I, фиг. *1—5*

M. laevigata (Heer) Saporta 1889, Ann. Sci. Nat., sér. VII, t. X: 3, pl. I, fig. 2; Кутузкина 1964, Тр. Ботан. ин-та, сер. VIII, вып. V: 182, табл. II, фиг. 4, табл. XVII, фиг. 5, 6; Штефырца 1978. Тез. докл. VI съезда ВБО : 367. — *Dryandroides laevigata* Heer 1856, Fl. tert. Helv., II : 101 p. p. quoad t. XCIX, fig. 6. — *Myrica lignitum* auct. non (Ung.) Sap., Штефырца 1978, там же: 367; Паламарев и Петкова 1987. Сарматската макрофлора: 81, табл. XXII, фиг. 2а—2б.

Лектотип: отпечаток листа из аквитана Монода в Швейцарии (Heer, 1856, l. c., t. XCIX, fig. 6).

Исследованные экземпляры: кол. 1: 696, 697, 702—705; кол. 11: 6, 158, 172.

В коллекции сохранились остатки одного почти полного (табл. I, *5*) и восьми неполных (без верхушки или основания) кожистых листьев. Листья ланцетные, широколанцетные, иногда обратноланцетные с шир. 1.3—2 см и около 6.5 см дл. (сохранилось 5 см). Основание клиновидное или округлое, иногда асимметричное. Верхушка острая, постепенно суживающаяся. Край с редкими зубцами, зубцы небольшие, притупленные с короткой верхней и слегка округлой или горбатой нижней стороной. Главная жилка мощная, прямая или слегка изогнутая, вдавленная, в нижней части около 1 мм толщ. Вторичные жилки сохранились до 9 пар, очередные, очень тонкие, отходят от главной под углом 60—75°, вначале прямые, а затем дугообразно изогнутые или вильчато ветвящиеся, соединяются друг с другом у края извилистыми анастомозами, а местами образуют серии убывающих петель (табл. I, *2*). Между вторичными жилками развиты длинные вставочные жилки.

Третичные жилки паутиновидные, образуют полигональную сеть, внутри которой видны более тонкие жилки следующего порядка (табл. I, *3*).

Описываемые нами листья по общей форме, форме основания и верхушки, по характеру края и жилкования совпадают с голотипом, особенно близок отп. 703 (табл. I, *1*), отличаясь только меньшим размером. Следует отметить, что для флоры Бурсука очень характерна мелколистность большинства форм.

Среди современных видов *Myrica* наиболее близки к ископаемому африканская *M. salicifolia* Hochsv., особенно из Абиссинии (экз. № 1327, сборы 1840). Этот вид в Гербарии Ботанического института АН СССР в Ленинграде дает ряд листовых форм, аналогичных сохранившимся во флоре Бурсука: наблюдаются те же вариации основания листа и зубчатости края. Современная *M. salicifolia* — высокое дерево.

Во флоре Бурсука Негру (1972) по плодам описал *M. minima* Negru, которую он сближает с североамериканской *M. cerifera* L. Однако исследованные остатки листьев по характеру основания листа, зубчатости и жилкования существенно отличаются от этого вида.

Juglandaceae

Carya denticulata (O. Web.) W. Schimp.

Табл. II, фиг. *1—4*, рис. 1

C. denticulata (O. Web.) W. Schimper 1874, Traité de paléontologie végétale, III : 255. — *C. denticulata* (O. Web.) Iljinskaja, Ильинская в: Колаковский 1964, Плиоценовая флора Кодора: 95, табл. XXXVI, фиг. 3—6; Ильин-

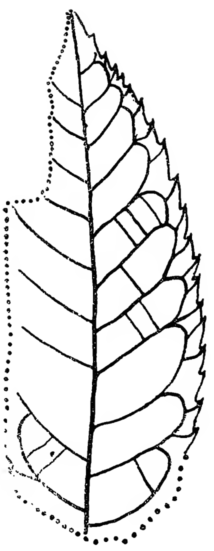


Рис. 1. *Carya denticulata* (отп. 660, ×1.5).

ская в: Криштофович и Байковская 1965, Сарматская флора Крынки: 27, табл. I, фиг. 8, 9; табл. II, фиг. 5, 6; табл. III—VI; табл. VII, фиг. 1—3; рис. 6, 7; Ильинская 1968, Неогеновые флоры Закарпатской обл. УССР: 52, табл. VII, фиг. 1, 2; Шварева 1983, Миоценовая флора Предкарпатья: 64, табл. II, фиг. 1, 2; табл. III, фиг. 2, 5; табл. IV, фиг. 1—6; табл. V, фиг. 1, 2; табл. XXIII, фиг. 7; табл. XXVI, фиг. 1; табл. XLIV, фиг. 1, 2; табл. LXXV, фиг. 6; табл. LXXVI, фиг. 1—4; рис. 10, фиг. 5—8; рис. 11, фиг. 2—7; рис. 12, фиг. 1—4. — *C. denticulata* (O. Web.) Hantke 1965, Neujahrsblatt Naturf. Gesellsch. Zürich, N 167, S. 38, 116, 118. — *Juglans denticulata* O. Weber 1852, Paleontographica, Bd 2 : 211, t. XXIII, fig. 10a, b. — *Carya*, Штефырца, в кн.: Актуальные вопросы ботаники в СССР, 1988 : 99.

Тип: отпечатки листочков из верхнего олигоцена Ротта, изображенные Вебером (Weber 1852, tab. XXIII, fig. 10a, b).

Исследованные экземпляры: кол. 1 — 655—663, 665—670, 672—691; 1169; кол. 11 — 170, 219, 202.

Данный вид представлен в коллекции 38 отдельными листочками разной сохранности. Целых листочков мало (отп. 655, 681, 690, 693), большинство остатков представляет собой 2/3 листовой пластинки или обрывки разных частей. Листочки изменчивы по форме от обратнояйцевидных, часто неравнобоких, до овальных и яйцевидных. Самые крупные достигают 10.5 см дл. и 5—7 см шир., мелкие — 4.5 см дл. и 2 см шир.; наибольшая ширина листа у середины или выше. Основание большинства листочков клиновидное, иногда асимметричное, закругленно-клиновидное. Верхушка острая или оттянутая в узкий кончик, сохранилась у немногих. Черешочек (сохранился неполностью на отп. 686) — 1.8 см дл. Край большей частью крупнозубчатый, но встречаются листочки и с более мелкими зубцами (отп. 655, 658, 661), зубцы острые, по 4 на 1 см края у крупных и по 5 у более мелких, направленных кверху (табл. II, *3*). Вторичные жилки (у крупных листочков до 15 пар, у мелких до 8) супротивные в нижней части, очередные в верхней, отходят от главной под углом 55—65°, слегка дуговидные, к краю некоторые дихотомически разветвляются и посылают веточки в зубцах, другие петлеобразно соединяются и дают ответвления также в зубцах (табл. II, *4*; рис. 1).

По всем признакам материал из Бурсука укладывается в рамки изменчивости, наблюдаемой у этого вида из миоцена Предкарпатья. Обильные остатки листьев *C. denticulata* известны во флоре Крынки, в понтической флоре Кодора и миоцене Предкарпатья.

Современным аналогом этого вида И. А. Ильинская считает индокитайский *C. tonkinensis* Lecomte, обитающий в лесах Юго-Восточной Азии (Вьетнам), во II ярусе, в условиях влажного субтропического климата.

Вид широко распространен в неогене Европы, для Молдавии приводится впервые.

Punicaceae

Punica paleogranatum Kutuzk.

Табл. I, *6—10*

P. paleogranatum Kutuzk., Кутузкина 1974, Бот. журн., т. 59, № 2: 258, табл. II, фиг. 7, 8; рис. 7 — *Punica*, Штефырца 1988, в кн.: Актуальные вопросы ботаники в СССР : 99.

Голотип: отпечаток листа, верхний миоцен, окрестности г. Апшеронска, правый берег р. Пшехи, Краснодарский край, Сев. Кавказ, обр. 22, кол. 973.

Исследованные экземпляры: кол. 1: 719—721, кол. 11: 28, 81, 81А.

Вид представлен 6 отпечатками, из них № 719 (без кончика верхушки) наиболее крупный, два — средней величины (№ 20 и 81), остальные три представляют собой остатки листа (без основания и верхушки). Листья эллиптические или широко-обратноланцетные, самый крупный около 5.3 см дл. (сохранилось 5 см) и 1.8 см шир. (табл. I, *6*), самый маленький 3 см дл. и 1 см шир. (табл. I, *10*). Наибольшая ширина листьев выше середины. Основание клиновидное, пластинка слегка низбегает на черешок. Сохранился черешок 3 мм дл. Верхушка коротко закругленная, заканчивается мозолистым утолщением. Край цельный. Главная жилка в нижней части около 1 мм толщ., постепенно утончается по мере приближения к верхушке. Вторичные жилки сильно варьируют у разных листьев. У отп. № 719 от основания отходит пара тонких базальных жилок, скользящих вдоль края, выше отходят под очень острым углом 30—55° две пары, а следующие 5 пар жилок отходят под углом 65—70° и соединяются, не доходя до края, аркообразными анастомозами, образующими волнистую краевую жилку. Между ней и краем проходит ряд частых петель, соединяющихся у самого края в тонкую волнистую жилку. У других же листьев, например на отп. № 20, базальная жилка развита только на одной стороне, почти все вторичные жилки отходят под углом около 40° и только на верхушке листа около 50°; петли у края листа длинные. Третичные жилки у всех листьев образуют очень крупные ячейки, в которых местами видны более мелкие жилки, проходящие параллельно друг другу или образующие мелкие ячейки. Часть листьев полностью совпадает по всем признакам с голотипом вида.

Современный близкий средиземноморский *P. granatum* L. дает ту же изменчивость форм и их жилкования, какая наблюдается на материале из Бурсука. Находка остатков *P. paleogranatum* является наиболее богатой из известных для территории СССР.

Современная *P. granatum* растет на Кавказе (Закавказье, Дагестан), в Средней Азии (Западный Копет-Даг, Дарваз), в Греции, Югославии, Болгарии, Сирии, Северной Палестине, в Малой Азии, Иране, на востоке — до Гималаев. Шипчинский (1958 : 914) указывает, что гранат растет «по скалам на мелкоземнистых наносах, в ущельях в Средней Азии на высоте 300—500 м. Образует чистые заросли или в смеси с мушмулой, шиповником, держи-деревом, скумпией и ежевикой». Интересно, что из перечисленных родов три встречены во флоре Бурсука.

Asclepiadaceae

Periploca graeca L.

Табл. II, *5—6*, рис. 2

P. graeca L.; Колаковский 1952, Тр. Сухумск. бот. сада, вып. VII: 96, табл. II, рис. 9; он же 1957, Тр. Сухумск. бот. сада, вып. X: 251, табл. VI, рис. 3; он же 1959, Тр. Сухумск. бот. сада, вып. XII: 226, табл. VI, фиг. 2; он же 1964, Плиоценовая флора Кодора: 124, табл. XLVII, фиг. 8—10, «*graeca* L. *fossilis*»; Тахтаджян 1956, Ботан. журн., т. 41, № 5: 652, табл. III, рис. 1—5; Паламарев и Петкова 1987, Сарматската макрофлора: 142, табл. XXXVI, фиг. 4. — *Periploca*, Штефырца 1988, в кн.: Актуальные вопросы ботаники в СССР: 99.

Исследованные экземпляры: кол. 1: 729.

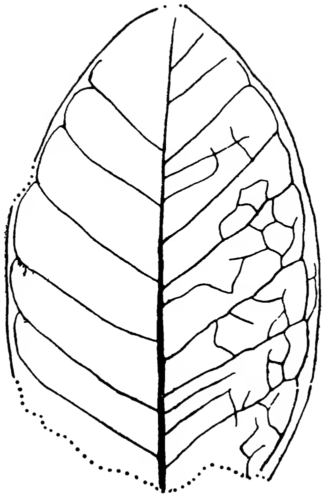


Рис. 2. *Periploca graeca* (отп. 729, ×2).

Сохранился почти полный лист (без основания и кончика верхушки). Лист эллиптический, около 4 см дл. (сохранилось 3.2 см) и 2.1 см шир. Наибольшая ширина около середины листа. Верхушка округлая, кончик не сохранился. Край цельный. Вторичные жилки тонкие, не более 9—11, отходят от главной под углом 50—60°, слегка извилистые, близ края листа соединяются арками, образующими волнистую краевую жилку. Между ней и краем листа местами развиты удлиненные петли. Промежуточные жилки редкие, короткие. Третичные жилки образуют крупные ячейки, внутри которых видна сеточка жилок следующего порядка (рис. 2).

Описываемый лист по форме, характеру жилкования близок к таковым из понта Кодора, отличаясь мелким размером. К ископаемому близок современный средиземноморский *P. graeca* L., листопадная лиана, встречающаяся на Кавказе в низинных приречных лесах (западное Закавказье, предгорья Предкавказья, восточное Закавказье, Талыш), в прикаспийской части северного Ирана и северной и западной частях Малой Азии, в Курдистане и северной Месопотамии, в Сирии, в приморских частях Балканского п-ова, на о-ве Крите и в Италии (Тоскана, Калабрия и п-ов Салентина). На Балканском п-ове, и особенно в Италии, имеет фрагментарное распространение, и его местонахождения носят реликтовый характер (Тахтаджян, 1956).

Periploca kryshtofovichii Kornilova

Табл. I, *11*; табл. II, *7—8*; рис. 3

P. kryshtofovichii Kornilova, Корнилова 1960 : 80, p. p. quoad, табл. VIII, фиг. 6—12; табл. XVIII, фиг. 1, 10; Горбунов 1962, Тр. СНИИГГИМС, 22 : 358, табл. 73, фиг. 4; Жилин 1974, Третичные флоры Устюрта: 65, табл. XLI, фиг. 2, 3; табл. XLVI, фиг. 6; табл. XLIX, фиг. 2, рис. 43; Шварева 1983, Миоценовая флора Предкарпатья: 149, табл. LI, фиг. 5, 6; рис. 35, фиг. 5; Пнева 1986, Бот. журн., т. 71, № 4: 477, таблица, фиг. 5—10; рис. 2, *а—е*.

Голотип: отпечаток листа из бурдигала Кушука (Корнилова, 1960, l. c., табл. VIII, фиг. 6).

Исследованные экземпляры: кол. 1: 728, 730, 731; кол. 11: 116, 176.

Данный вид представлен в коллекции 5 остатками. Листья эллиптические или продолговато-эллиптические, самый крупный 5 см дл., полный отпечаток (№ 728) 4.4 см дл. и 1.9 см шир., а самый маленький (№ 731) не более 3 см дл. (сохранилось 2.3 см) и 1.3 см шир. Наибольшая ширина листьев около или чуть ниже середины. Основание округлоклиновидное или округлое, верхушка заостренная. Главная жилка в основании 0.5 мм толщ. Вторичные жилки до 25 пар, очередные, редко супротивные, отходят от главной под углом 65—75°. Они прямые или слегка изогнутые, поднимаются к краю листа, где соединяются друг с другом и образуют волнистую краевую жилку, которая проходит вдоль края листа. Вторичные

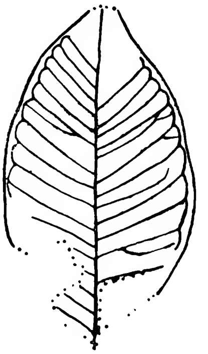


Рис. 3. *Periploca kryshtofovichii* (отп. 730, нат. вел.).

жилки идут на расстоянии 1—2 мм друг от друга; между ними имеются промежуточные, некоторые из них доходят до краевой жилки (рис. 3). Третичная сеть выражена слабо, но под большим увеличением видно, что жилки извилистые и образуют удлиненные ячейки сегментов, образованных вторичными и промежуточными жилками.

Описываемые листья по общей форме, форме основания и верхушки и характеру жилкования очень близки к таковым, описанным Корниловой из бурдигала Кушука (Корнилова, 1960, табл. VIII, фиг. 6—9).

P. kryshtofovichii обнаруживает наибольшее сходство с современным китайским видом *P. sepium* Bunge по форме листа и характеру жилкования.

Современный вид *P. sepium* — лиановидный кустарник (до 4 м выс.), произрастает на Дальнем Востоке (юг Хабаровского края и Приморья), а также в северном Китае (Замятин, 1962).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Горбунов М. Г. Очерки развития третичных растений Западной Сибири (по данным изучения остатков листьев) // Тр. СНИИГГИМС. 1962. Вып. 22. С. 312—360. — *Жилин С. Г.* Третичные флоры Устюрта. Л.: Наука, 1974. 123 с. — *Замятин Б. Н. Periploca* L. // Деревья и кустарники СССР. М; Л.: Наука, 1962. Т. 6. С. 26—28. — *Ильинская И. А.* Неогеновые флоры Закарпатской области УССР. Л.: Наука, 1968. 107 с. — *Ильинская И. А., Штефырца А. Г.* Ископаемые *Smilacaceae* и *Dioscoreaceae* из миоцена Молдавии // Бот. журн. 1971. Т. 56, № 2. С. 175—184. — *Колаковский А. А.* Плиоценовая флора Сухуми // Тр. Сухум. ботан. сада. 1952. Вып. 7. С. 83—130. — *Колаковский А. А.* Первое дополнение к кодорской плиоценовой флоре (Меоре-Атара) // Тр. Сухум. ботан. сада. 1957. Вып. 10. С. 237—318. — *Колаковский А. А.* Второе дополнение к кодорской плиоценовой флоре // Тр. Сухум. ботан. сада. 1959. Вып. 12. С. 211—262. — *Колаковский А. А.* Плиоценовая флора Кодора. Сухуми: Изд-во АН ГССР, 1964. 209 с. — *Корнилова В. С.* Нижнемиоценовая флора Кушука (Тургайский прогиб). Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1960. 112 с. — *Криштофович А. Н., Байковская Т. Н.* Сарматская флора Крынки. М.; Л.: Наука, 1965. 134 с. — *Кутузкина Е. Ф.* Сарматская флора Армавира // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 8. 1964. Вып. 5. С. 145—230. — *Кутузкина Е. Ф.* Некоторые представители средиземноморской флоры в верхнем сармате Краснодарского края // Бот. журн. 1974. Т. 59, № 2. С. 251—260. — *Негру А. Г.* Раннесарматская флора северо-востока Молдавии. Кишинев: Штиинца, 1972. 169 с. — *Негру А. Г.* Новые данные о раннесарматской флоре с. Бурсук в Молдавии // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук. 1980. № 5. С. 86. — *Негру А. Г.* Основные закономерности и этапы развития позднемиоценовой флоры и растительности юго-запада СССР // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук. 1988. № 3. С. 3—13. — *Паламарев Е. Х., Петкова А. С.* Сарматската макрофлора. Фосилите на България. VIII. София: Изд. Болгарской АН, 1987. 181 с. — *Пнева Г. П.* Дополнение к олигоценовой флоре горы Ашутас // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 4. С. 474—480. — *Саянов В. С., Рошка В. Х., Перес Ф. С.* Опыт сопоставления миоценовых разрезов северной части Молдавской ССР по прослоям вулканогенных пород // Изв. АН МССР. 1962. № 4. С. 18—29. — *Тахтаджян А. Л.* Ископаемая флора с рудной площадки Агарака в Мегринском районе Армянской ССР // Бот. журн. 1956. Т. 41, № 5. С. 650—657. — *Чумаков И. С., Ганзей С. С., Бызова С. Л.* и др. Геохронология сармата восточного Паратетиса // ДАН СССР. 1984. Т. 276, № 5. С. 1189—1193. — *Шварева Н. Я.* Миоценовая флора Предкарпатья. Киев: Наук. думка, 1983. 160 с. — *Шипчинский Н. В. Punica* L. // Деревья и кустарники СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Т. 4. С. 911—914. — *Штефырца А. Г.* Раннесарматская флора Бурсука. Кишинев: Штиинца, 1974. 144 с. — *Штефырца А. Г.* Новые данные к раннесарматской флоре Бурсука // Тез. докл. VI Делег. съезда ВБО. Л.: Наука, 1978. С. 366—367. — *Штефырца А. Г.* Новый вид рода *Cocculus* (*Menispermaceae*) из миоцена Молдавии // Четвертичные и неогеновые фауны и флоры Молдавской ССР. Кишинев: Штиинца, 1980. С. 100—102. — *Штефырца А. Г.* Представители родов *Pyracantha*, *Pistacia*, *Berchemia* и *Paliurus* в раннесарматской флоре Бурсука (Молдавия) // Бот. журн. 1982. Т. 67, № 9. С. 1221—1227. — *Штефырца А. Г.* Новые виды родов *Clematis* (*Ranunculaceae*) и *Marsdenia* (*Asclepiadaceae*) в раннесарматской флоре Бурсука (Молдавия) // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 5. С. 677—681. — *Штефырца А. Г.* Роды *Rosa* и *Sorbus* (*Rosaceae*) раннесарматской флоры Бурсука (Молдавия) // Бот. журн. 1987а. Т. 72, № 4. С. 448—455. — *Штефырца А. Г.* Дополнение к раннесарматской флоре Бурсука (Молдавия) // Бот. журн. 1987б. Т. 72, № 9. С. 1193—1201. — *Штефырца А. Г.* Материалы к раннесарматской флоре Бурсука // Актуальные вопросы ботаники в СССР: Тез. докл. VIII съезда ВБО. Алма-Ата, 1988. С. 99. — *Штефырца А. Г.* Раннесарматская флора Бурсука, степень ее изученности и характерные особенности (по результатам исследования отпечатков листьев) // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук. 1989. № 1. С. 17—19. — *Hantke R.* Die fossilen Eichen und Ahorne aus der Molasse des Schweiz und Oehningen (Süd-Baden). Neujahrsblatt Naturf. Gesellsch. Zürich, 1965. N 167. 138 S. — *Heer O.* Flora tertiaria Helvetiae. 1856. Bd 2. Winterthur. 110 S. — *Saporta G.* Dernières adjonctions a la flore fossile d'Aix-en-Provence // Ann. Sci. Nat. Sér. VII. 1889. T. X. P. 1—192. — *Schimper W.* Traité de Paléontologie végétale ou la flore du monde primitif dans ses rapports avec les formations géologiques et la flore du monde actuel. Paris, 1874. T. III. 896 p. — *Weber O.* Die Tertiärflora der Niederrheinischen Braunkohlenformation // Paleontographica. 1852. Bd 2. S. 115—326.

Ботанический сад АН МССР,
Кишинев.

Получено 9 III 1989.

SUMMARY

Five species of the early Sarmatian flora of Bursuk have been described : *Myrica laevigata* (Heer) Sap., *Carya denticulata* (Web.) Schimper, *Punica paleogranatum* Kutuzk., *Periploca graeca* L., *P. kryshtofovichii* Kornilova. These species are new to the Moldavian fossil flora.

УДК 581.526.33 (477.7)+(470.61)+(470.62)

Д. В. Дубына

ФЛОРА ПЛАВНЕВО-ЛИТОРАЛЬНОГО ЛАНДШАФТА СЕВЕРНОГО ПРИЧЕРНОМОРЬЯ И ЕЕ СТРУКТУРНО-СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ

D. V. DUBYNA. FLORA OF PLAVNI-LITTORAL LANDSCAPE OF THE NORTHERN BLACK SEA REGIONS AND ITS STRUCTURAL-COMPARATIVE ANALYSIS

Дается определение и рассмотрены особенности территориальной организации плавнево-литорального ландшафта Северного Причерноморья. Приводятся результаты сравнительного анализа систематической, географической, экологической и биологической структур флоры, а также однотипных парциальных флор его макроэкотопов.

Исследуемая территория расположена в южной части Причерноморской и западной части Прикубанской низменностей в полосе типчаково-ковыльных бедноразнотравных степей Приазовско—Причерноморской подпровинции Евразиатской степной зоны (Лавренко, 1936, 1940, 1947а, б, 1980). Общая протяженность ее с запада на восток (от устьевой области Дуная до устьевой области Дона) составляет около 900 км, а занимаемая площадь — свыше 2.5 млн га. Климат — сухой, с жарким летом и отрицательным коэффициентом увлажнения.

С позиций функционального подхода эта территория представляет собой объединение структурно организованных геокомплексов устьевой области реки. В исследованиях последних лет ландшафт долины реки рассматривается как целостное природно-территориальное образование, состоящее из пространственно смежных систем, связанных общностью происхождения (Швебс, Васютинская, 1979; Швебс и др., 1982, и др.). Согласно этому, бассейн реки является системой парагенетических ландшафтов, являющихся сочетанием пространственно смежных геосистем, объединенных природной однотипностью функционирования сопряженных потоков вещества и энергии, обеспечивающих формирование одного типа совокупности природных компонентов. Одной из его частей является плавнево-литоральный ландшафт, формирующийся в результате устьевых процессов, в основе которых в отличие от пойменно-долинного ландшафта с его однонаправленными потоками (Залогин, Родионов, 1969; Байдин, 1971; Полонский, 1973; Байдин, Михайлов, 1979; Михайлов и др., 1986) лежат двунаправленные взаимодействующие потоки вещества и энергии. С этих позиций плавнево-литоральный ландшафт — это природная самоорганизующаяся динамично-равновесная парагенетическая система эстуарно-устьевых областей рек, границы которых определяются взаимодействием водотоков и моря.

Плавнево-литоральный ландшафт является категорией исторической. Его возраст соответствует времени функционирования древних водотоков (Кузьменко, 1978). Вместе с тем территориально — это молодое образование, находящееся в состоянии постоянного изменения. Многие участки суши прошли этап плавнево-литорального ландшафта (Ковда, 1978). К примеру, Причерноморская низменность также представляет собой слившиеся участки древних плавнево-литоральных ландшафтов рек: Днепр, Днестр, Южный Буг, Дон и др. Их становление и развитие приходится на начало миоцена и связано с тектоническими движениями, трансгрессией и регрессией моря, а также материковыми оледенениями (Герасимов, 1974).

Территориальная организация плавнево-литорального ландшафта включает сложившиеся на определенном отрезке времени пространственные структуры, являющиеся результатом процессов взаимодействия водотоков и моря. В самых общих чертах это взаимодействие сводится к переходу речного режима в морской, образованию за счет осадконакопления специфичных надводных и подводных морфоструктур, формированию почвенно-растительного покрова и изменению гидрологического режима водоемов и водотоков от пресноводного до морского (Сисонов, 1958; Михайлов и др., 1977; Пирожников, 1984, и др.). В результате из разнокачественных компонентов формируется достаточно пространственно однородный плавнево-литоральный ландшафт, причем значительную роль при этом играет растительный покров, закрепляющий и стабилизирующий морфоструктуры.

Надводными элементами морфоструктуры являются прирусловые и пойменные гряды, приморские и пойменные гривы, а также кратко-, средне- и продолжительнопоемные равнинные участки, подводными — ложа водоемов и водотоков. Высота надводных местоположений составляет от 20 см до 2.5 м, площадь колеблется в широких пределах — от нескольких десятков квадратных метров до тысяч гектаров (равнинные участки Дона, Кубани). Достаточно широкими амплитудами колебаний площадей отличаются также водоемы и водотоки.

Приморские гривы и ложа водоемов характеризуются лишь начальными стадиями почвообразовательных процессов, равнинные участки — предболотной, болотной, лугово-болотной и луговой; прирусловые гряды — лугово-дерновой; пойменные гряды и гривы — лугово-степной стадиями.

Кроме названных морфоструктур, отличающихся высокой степенью динамичности, плавнево-литоральный ландшафт включает и более сформированные морфоструктуры, сохраняющиеся относительно неизменными весь период функционирования той или иной его части. К ним относятся пьедесталы размытой первой террасы (Дон, Кубань, Дунай) древних водотоков с черноземовидными почвами и лугово-степной растительностью, а также изолированные грядами от влияния водотоков и моря древние заболоченные участки их долин (Богдан, Шумаков, 1925). Сегодня они являются рефугиумами редчайших в регионе флороценотических комплексов, сформированных еще в начале плейстоцена.

Территория плавнево-литорального ландшафта Причерноморья в последнее время оказалась в фокусе ряда проблем, возникших в Причерноморье в связи с необходимостью предотвращения загрязнения акваторий Черного и Азовского морей, восстановления рыбных запасов, изъятия больших объемов пресной воды для межбассейновых перебросок стока, рациональной эксплуатации ресурсов, размещения санаторных и оздоровительных комплексов, развития водного туризма. Решение этих и других задач обусловливает необходимость изучения структурной организации и дифференциации его фитокомпоненты, общих тенденций изменений и эколого-социальных аспектов охраны, основой которых является тщательная инвентаризация флоры и растительности.

Флора плавнево-литорального ландшафта долгое время оставалась малоизученной. В начале нынешнего столетия ее исследовали крупнейшие отечественные ботаники и ботанико-географы — И. К. Пачоский (1904, 1908, 1910, 1912, 1914, 1915), В. И. Липский (1889), В. П. Семенов-Тян-Шанский (1908), И. М. Крашенинников и др. (1928), Е. М. Лавренко (1936) и др. Дальнейшие работы носили фрагментарный характер (Доктуровский, 1905; Пастухов, 1917; Косенко, 1924; Щепкина, 1926, 1934; Климентов, 1927, 1953; Соколовський, 1927; Шифферс-Рафалович, 1928; Флеров, 1929, 1930; Захаров, 1933; Роговской, 1935, 1941; Шалыт, 1939; Шифферс, 1953; Клоков, 1967, 1978; Шехов, 1968; Шехов, Губина, 1969; Смирнова-Гараева, 1980),[1] в результате чего инвентаризация флоры оставалась незавершенной.

Выполненные нами в течение 1972—1987 гг. маршрутные исследования флоры устьевых областей Дуная, Днестра, Южного Буга, Днепра, Дона, Кубани и всех других более мелких рек позволяют подвести итог инвентаризационному этапу и дать в самых общих чертах структурно-сравнительный анализ флоры плавнево-литорального ландшафта Северного Причерноморья. При составлении списка видов флоры были просмотрены коллекции гербариев Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР, Херсонского краеведческого музея, Одесского, Ростовского, Кишиневского и Краснодарского университетов, Херсонского и Мелитопольского techinститутов, а также Ботанического сада АН МССР, государственного заповедника «Дунайские плавни» АН УССР и Черноморского государственного биосферного заповедника АН УССР.

Флора плавнево-литорального ландшафта Северного Причерноморья представлена 1321 видом, относящимся к 475 родам и 115 семействам высших споровых, голосеменных и покрытосеменных растений (включая и заносные натурализовавшиеся виды). Основное ее ядро составляет плавнево-литоральный флористический комплекс с участием представителей степного, неморального и даже бореального комплексов. Отличительной чертой флоры является присутствие в ней группы видов, не встречающихся в более северных регионах — *Azolla caroliniana* Willd., *A. filiculoides* Lam., *Melilotus arenarius* Grec., *Arenaria leptoclados* (Reichenb.) Guss., *Cyperus difformis* L., *Rumex halacsyi* Rech., *Sagittaria latifolia* Willd., *Nelumbo nucifera* Gaertn., *Trapa danubialis* Dobrocz. и многие др. Из северных видов, нетипичных для степной зоны, в нее входят *Calamagrostis pseudophragmites* (Hall. fil.) Koel., *Equisetum hyemale* L., *Hottonia palustris* L., *Carex omskiana* Meinsh., *C. disticha* Huds., *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv., *Potamogeton compressus* L., *Naumburgia thyrsiflora* (L.) Reichenb. и др.

Флоры отдельных рек отличаются между собой видовым разнообразием. На Дунае произрастает 730 видов, относящихся к 337 родам и 92 семействам, Днестре — соответственно 628, 315 и 90, Южном Буге — 569, 289 и 87, Днепре — 956, 390 и 105, Кубани — 732, 326 и 87, Дону — 777, 334 и 85; всех малых реках — 505, 255 и 72. Общими для всех являются лишь 347 видов (26.24 % всей флоры). Только на Дунае встречаются 72 вида (5.4 %), Днепре — 110 (8.3 %), Днестре — 33 (2.5 %), Южном Буге — 10 (0.7 %), Кубани — 80 (6.0 %), Дону — 58 (4.4 %). Несколько меньше индивидуальность рассматриваемой флоры на родовом уровне. Так, только во флоре Дуная встречается 21 род (4.4 %), Днестра — 9 (1.9 %), Южного Буга — 10 (2.1 %), Днепра — 25 (5.2 %), Кубани — 11 (2.3 %), Дона — 10 (2.1 %). На уровне семейств отличаются лишь флоры Днепра (*Caesalpiniaceae*, *Hydrophyllaceae*, *Oxalidaceae*, *Peganaceae*, *Pinaceae*), Дуная (*Azollaceae*, *Cistaceae*, *Grossulariaceae*, *Polygalaceae*, *Saxifragaceae*) и Днестра (*Apocynaceae*).

Подавляющее большинство видов плавнево-литорального ландшафта Северного Причерноморья относится к *Magnoliophyta* (98.79 %) и лишь незначительное количество — к *Pinophyta* (0.23 %), *Polypodiophyta* (0.45 %) и *Equisetophyta* (0.53 %). Это характерно и для флоры плавней отдельных рек (табл. 1). Пропорция флоры составляет 1 : 4.1 : 11.5 и стоит ближе к пропор-

---

[1] Здесь приведены только крупные работы.

ТАБЛИЦА 1

Основные пропорции флоры плавнево-литорального ландшафта Причерноморья

Таксон	Число видов	Процент от общего числа видов	Число родов	Процент от общего числа родов	Число семейств	Процент от общего числа семейств	Пропорции флоры	Родовой коэффициент
Equisetophyta	7	0.53	1	0.21	1	0.87	1 : 1.0 : 7.0	14.3
Polypodiophyta	6	0.45	5	1.05	4	3.48	1 : 1.3 : 1.5	83.3
Pinophyta	3	0.23	2	0.42	2	1.74	1 : 1.0 : 1.5	66.7
Magnoliophyta	1305	98.79	467	98.32	108	93.91	1.: 4.3 : 12.0	35.8
в том числе								
Magnoliopsida	1004	76.00	369	77.69	85	73.91	1 : 4.3 : 11.8	36.8
Liliopsida	301	22.79	98	20.63	23	20.00	1 : 4.3 : 13.1	32.6
Всего	1321	100	475	100	115	100	1 : 4.1 : 11.5	35.9

ции флоры Украинского Полесья (1 : 5 : 13) (Андриенко, Шеляг-Сосонко, 1983), чем к таковой степной зоны (1 : 5 : 8) (Тихомиров, Демченко, 1975), что объясняется бо́льшим участием во флоре плавнево-литорального ландшафта видов умеренных широт.

На *Magnoliopsida* приходится 76.00 %, *Liliopsida* — 22.79 %. Их пропорция равна 3 : 1 и совпадает с соответствующей для Украинского Полесья, но иная, чем для Средиземноморья (Шеляг-Сосонко и др., 1985).

Большая часть видов относится к подклассам *Asteridae* (387 видов или 29.2 %), *Rosidae* (255, 19.3 %), *Caryophyllidae* (190, 14.3 %), *Liliidae* (152, 11.5 %). В них наблюдается по 3 центра концентрации видов и родов в семействах *Fabaceae*, *Apiaceae*, *Rosaceae*, *Asteraceae*, *Lamiaceae*, *Boraginaceae*, *Caryophyllaceae*, *Chenopodiaceae*, *Polygonaceae*. В отличие от других флор аридных зон на исследуемой территории богаче представлены семейства подклассов *Alismidae*, *Liliidae*, *Arecidae*. *Magnoliidae*, отличающийся значительным видовым разнообразием, содержит лишь одно семейство — *Ranunculaceae*. В состав *Commelinidae* входит также одно семейство — *Poaceae*, что свидетельствует о ведущей роли в формировании плавнево-литорального ландшафта Северного Причерноморья флор регионов с умеренным климатом. Семейства, характерные для тропических и субтропических регионов (*Nymphaeaceae*, *Ceratophyllaceae*, *Nelumbonaceae*, *Trapaceae*, *Asclepiadaceae* и др.) представлены небольшим числом видов. Их участие в формировании флоры плавней Причерноморья указывает на достаточно древние связи флоры последних.

Спектр 10 ведущих семейств образуют *Asteraceae*, *Poaceae*, *Fabaceae*, *Brassicaceae*, *Cyperaceae*, *Caryophyllaceae*, *Chenopodiaceae*, *Scrophulariaceae*, *Lamiaceae*, *Apiaceae*, насчитывающие больше половины (59.36 %) всех видов флоры (табл. 2). На долю трех первых из них приходится 29.1 %, что меньше, чем для флоры Украины в целом (34.5 %), но несколько больше, чем для Украинского Полесья (24.3 %). Особенностью флоры является богатство видов сем. *Brassicaceae*, занимающего, как и во флоре Древнего Средиземья (Камелин, 1973), четвертое место. Необходимо отметить существенную роль и других семейств, характерных для Древнего Средиземья — *Caryophyllaceae*, *Lamiaceae*, *Apiaceae*. Второе и пятое места занимают семейства умеренных флор Голарктики — *Poaceae* (9.0 %) и *Cyperaceae* (5.2 %). Седьмое место сем. *Chenopodiaceae* свидетельствует о еще небольшом участии в формировании плавней флор пустынь, солонцов и солончаков. В целом подобную систематическую структуру имеют и плавни отдельных рек. Так, на Днестре, Дону, Кубани и Днепре первыми тремя семействами являются *Asteraceae*, *Poaceae* и *Fabaceae*, на Дунае и Южном Буге — *Asteraceae*, *Poaceae* и *Cyperaceae*. Отсутствие сем. *Fabaceae* среди трех ведущих семейств на Южном Буге обусловлено более слабым развитием устьевых процессов, а на Дунае — высокой степенью обводненности экотопов. На малых реках в число трех семейств кроме *Asteraceae* и *Poaceae* входит *Chenopodiaceae*, что свидетельствует о более сильных по сравнению с крупными реками процессах засоления. На Кубани это семейство находится на 4-м месте, Дону и Дунае — 6-м, Днепре — 7-м, Южном Буге — 8-м, Днестре — 9-м. Соответствующие места сем. *Poaceae* (на всех реках 2-е места) и *Cyperaceae* (3—5-е места) связаны с широким распространением болотных экотопов, *Caryophyllaceae* (6—12-е места) — псаммофитных. Сем. *Lamiaceae* занимает более высокие места на малых реках (4-е), Дону (5-е), Кубани (6-е), т. е. на менее обводненных плавнях. В значительной мере характер обводненности устьевых областей рек обусловливает изменение положения и других семейств в их спектрах.

ТАБЛИЦА 2

Количественные показатели ведущих семейств во флоре плавнево-литорального ландшафта Причерноморья

Семейство	Число видов	Процент от общего числа видов	Число родов	Процент от общего числа родов
Asteraceae	182	13.8	56	11.8
Poaceae	119	9	47	9.9
Fabaceae	83	6.3	22	4.6
Brassicaceae	72	5.5	33	6.9
Cyperaceae	69	5.2	15	3.2
Caryophyllaceae	68	5.1	24	5.1
Chenopodiaceae	66	5	15	3.2
Scrophulariaceae	43	3.3	12	2.5
Lamiaceae	43	3.3	18	3.8
Apiaceae	38	2.9	27	5.7
Polygonaceae	37	2.8	3	0.63
Rosaceae	25	1.9	14	2.9
Ranunculaceae	28	2.1	9	1.9

Наиболее близки спектры ведущих семейств флоры плавнево-литорального ландшафта Южного Буга и Днестра (коэффициент Кендела (τ) составляет 0.88), а наименее — Днепра и Днестра ($\tau=0.52$). Флора Дуная характеризуется определенной обособленностью и изолированным положением ($\tau=0.70$). Наиболее сходными в структурном отношении оказались флоры геокомплексов Кубани, Дуная и Дона, а также Кубани, Дуная и Днестра.

Интерес представляет распределение ведущих семейств по экотопам. Виды семейств, характерных для флоры Древнего Средиземья (*Caryophyllaceae*, *Scrophulariaceae*, *Fabaceae*, *Brassicaceae*, *Lamiaceae*, *Liliaceae*, а также *Chenopodiaceae* и *Amaranthaceae*), встречаются на гривах и грядах. Виды северных регионов больше представлены на выровненных участках, а также прирусловых грядах (*Cyperaceae*, *Poaceae*, *Polygonaceae*, *Ranunculaceae*); количество видов в этих семействах возрастает по мере увеличения грунтового увлажнения экотопов. В водных экотопах, среди которых большим флористическим богатством отличаются пресноводные водоемы и второстепенные водотоки, преобладают семейства, характерные для южных регионов (*Nymphaeaceae*, *Trapaceae*, *Typhaceae* и др.).

Сем. *Asteraceae* (1-е место в общем спектре) занимает первое место лишь на гривах, грядах и краткопоемных равнинных участках; на средне- и продолжительнопоемных оно стоит на четвертом месте. В процентном соотноше-

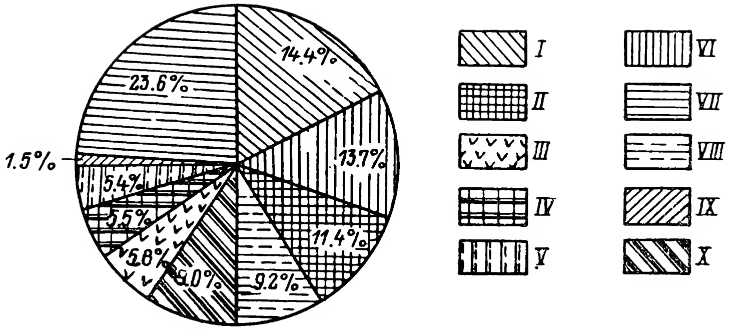


Рис. 1. Спектр географических типов ареалов флоры плавнево-литорального ландшафта Причерноморья.

Типы ареалов: *I* — циркумполярный, *II* — евразийский, *III* — евро-североамериканский, *IV* — евросибирский, *V* — евро-западносибирский, *VI* — европейский, *VII* — древнесредиземноморский, *VIII* — причерноморский, *IX* — космополитный, *X* — гемикосмополитный.

нии наибольшим числом его представителей характеризуются гряды, несколько меньшим — гривы и значительно меньшим — равнинные участки. Сем. *Poaceae* (2-е место в общем спектре) занимает второе место на гривах, пойменных грядах, кратко- и продолжительнопоемных равнинных участках. На среднепоемных оно на первом месте, а на остальных — отсутствует или занимает места после десятого. В процентном соотношении выделяются большим числом видов лишь среднепоемные равнинные участки (43.7 %). Они образуют луговые сообщества, широко представленные на данных экотопах. Сем. *Fabaceae* (3-е место в общем спектре) находится на третьем месте на приморских гривах, а на прирусловых грядах занимает второе место. На среднепоемных и продолжительнопоемных равнинных участках ему соответствует четвертое место, на пойменных грядах — пятое и на краткопоемных равнинных участках — восьмое.

В составе флоры плавнево-литорального ландшафта насчитывается 72 рода с числом видов от 5 и более. 26 родов содержат не менее 10 видов каждый и могут быть отнесены к полиморфным (Камелин, 1973). Монотипные роды составляют больше половины (52.2 %) всех родов, но содержат чуть более пятой части видов всей флоры. Среди полиморфных родов выделяются характерные для более северных регионов. Это *Carex* (30 видов) и *Polygonum* (20). На третьем месте находится средиземноморский род *Trifolium* (19 видов), четвертое и пятое занимают *Centaurea* и *Potamogeton* (по 18 видов). Большинство остальных полиморфных родов имеют бореальное происхождение.

Проведенный анализ географической структуры флоры исследуемой территории показал, что здесь преобладают древнесредиземноморские виды (23.6 %) (рис. 1). Это в основном виды засоленных луговых сообществ, солонцов и солончаков (*Halimione verrucifera* (Bieb.) Aell., *Juncus maritimus* Lam., *Scorzonera parviflora* Jacq., *Festuca regeliana* Pavl., *Cynanchum acutum* L., *Artemisia tschernieviana* Bess., *A. austriaca* Jacq., *Carex colchica* J. Gay, *Elytrigia elongata* (Host.) Nevski и др.), приморских (*Leymus ramosus* (Trin.) Tzvel., *Asparagus verticillatus* L., *Allium decipiens* Fisch. ex Schult. et Schult. fil., *Euphorbia falcata* L. и др.,), прирусловых (*Crupina vulgaris* Cass., *Anchusa italica* Retz., *Bassia hirsuta* (L.) Aschers., *Scirpoides holoschoenus* (L.) Soják и др.), псаммофитных, а также водных (*Nelumbo nucifera*, *Potamogeton sarmaticus* Mäemets, *Wolffia arrhiza* (L.) Horkel ex Wimm. и др.) и воздушно-водных группировок (*Cladium mariscus* (L.) Pohl., *Cyperus longus* L., *C. glaber* L., *C. glomeratus* L., *Torulinium ferax* (Rich.) Urb., *Scirpus litoralis* Schrad. и др.). На втором месте находятся циркумполярные виды (14.4 %). Это виды сообществ заболоченных местообитаний (*Juncus articulatus* L., *J. bufonius* L., *Carex pseudocyperus* L., *Scirpus supinus* L., *Equisetum palustre* L., *E. fluviatile* L., *Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult.) и водоемов (*Nuphar lutea* (L.) Smith, *Potamogeton gramineus* L., *P. natans* L., *P. obtusifolius* Mert. et Koch, *Myriophyllum spicatum* L., *Utricularia minor* L., *U. vulgaris* L. и др.). Третье место занимают европейские виды (13.7 %). Они представлены видами луговых сообществ (*Festuca arundinacea* Schreb., *Herniaria glabra* L., *Galium humifusum* Bieb., *Centaurea diffusa* Lam., *Nonea pulla* (L.) DC., *Anthriscus cerefolium* (L.) Hoffm., *Bupleurum tenuissimum* L., *Angelica archangelica* L., *Crepis foetida* L., *Juncus conglomeratus* L., *Beckmannia eruciformis* (L.) Host, *Carex divisa* Huds. и др.). Значительное их число участвует в образовании болотной (*Ranunculus polyphyllus* Waldst. et Kit. ex Willd., *Rorippa austriaca* (Crantz) Bess., *Rumex hydrolapathum* Huds., *Mentha verticillata* L., *Hydrocotyle vulgaris* L. и др.) и водной (*Batrachium aquatile* (L.) Dumort., *Ceratophyllum platyacanthum* Cham., *Nymphaea alba* L., *Elatine hydropiper* L., *E. hungarica* Moesz и др.) растительности. Более 10 % от общего числа занимают евразийские виды. Это виды луговых сообществ разной степени увлажнения и засоления (*Cucubalus baccifer* L., *Myosoton aquaticum* (L.) Moench, *Ranunculus acris* L., *Agrostis canina* L., *Juncus atratus* Krock., *Cardamine parviflora* L., *Carex stenophylla* Wahlenb. и др.), а также пресноводных водоемов (*Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach, *Nymphoides peltata* (S. G. Gmel.) O. Kuntze, *Sagittaria trifolia* L., *Alisma gramineum* Lej. и др.). В незначительном числе встречаются виды лесных (пойменно-лесных) сообществ (*Ficaria verna* Huds., *Salix cinerea* L., *Leersia oryzoides* (L.) Sw. и др.). Остальные хорологические группы видов представлены каждая менее чем 10 % от общего числа. В частности, евро-североамериканские виды составляют 5.8 %. Это виды влажных местообитаний, выступающие в сообществах лесной и луговой растительности как адвентивные — *Acer negundo* L., *Phacelia tanacetifolia* Benth., *Lepidium campestre* (L.) R. Br., *Sagittaria latifolia* Willd., *Euphorbia cyparissias* L., *Anthriscus caucalis* Bieb. и др. Евросибирские (5.5 %) и евро-западносибирские виды (5.4 %) отмечаются в основном в сообществах луговой и болотной растительности (*Carex vulpina* L., *C. acuta* L., *C. appropinquata* Schum., *Juncus compressus* Jacq., *Scirpus radicans* Schkuhr., *Scrophularia nodosa* L. и др.), а также растительности приморских песков (*Verbascum nigrum* L., *Allium angulosum* L., *Campanula sibirica* L., *Gypsophyla paniculata* L., *Silene chlorantha* (Willd.) Ehrh. и др.). Участие евро-западносибирских видов характерно для сообществ луговой растительности. Это — *Dianthus borbasii* Vandas, *Herniaria polygama* J. Gay, *Centaurea ruthenica* Lam., *Angelica palustris* (Bess.) Hoffm. Гемикосмополиты составляют 9.0, космополиты — 1.5 % (всего 20 видов). Гемикосмополитная группа представлена видами водных сообществ — *Potamogeton filiformis* Pers., *Caulinia minor* (All.) Coss. et Germ., *Najas major* L., *Lemna trisulca* L., *Myriophyllum verticillatum* L., *Hippuris vulgaris* L., *Elodea canadensis* Michx., *Vallisneria spiralis* L. и др. Сюда входят и многие представители солонцовой и солончаковой растительности — *Salicornia europaea* L., *Spergularia marina* (L.) Griseb. и др., а также виды рудеральных местообитаний — *Arctium lappa* L., *Artemisia absinthium* L., *Barbarea vulgaris* R. Br., *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., виды рода *Amaranthus*. Среди космополитов преобладают виды водных (*Najas marina* L., *Potamogeton pectinatus* L., *P. crispus* L., *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid. и др.), воздушно-водных (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla) и других сообществ.

Причерноморские виды — представители эндемичного комплекса, формирование которого происходило в приморской зоне причерноморско-каспийского бассейна, насчитывают 59 видов, относящихся к 36 родам и 14 семействам. Следует отметить, что современный ареал некоторых видов выходит за пределы указанного региона, поэтому отнесение их к эндемичным видам является в определенной степени условным и требует проведения дополнительных исследований. Как и в систематическом спектре флоры плавней, на первом месте находится сем. *Asteraceae* — 16 эндемичных видов. Все они произрастают главным образом на гривах. Они относятся к родам *Centaurea* (5 видов), *Achillea* (2), *Tragopogon* (2), *Cirsium* (2), *Artemisia*, *Carduus*, *Senecio*, *Jurinea* и *Helichrisum* (по 1). На втором месте находится сем. *Caryophyllaceae* — 8 эндемичных видов. Из них 4 принадлежат к роду *Dianthus*, 2 — *Eremogone* и 2 — *Cerastium*. Все они приурочены к гривам и песчаным участкам прирусловых гряд. Третье место занимает сем. *Trapaceae* (6 видов). Последующие два места занимают семейства *Fabaceae* и *Poaceae*, насчитывающие по 5 эндемичных видов в родах *Astragalus*, *Chamaecytisus*, *Medicago*, *Melilotus*, *Trifolium*, *Agropyron*, *Agrostis*, *Elytrigia*, *Apera*. Они произрастают на гривах, грядах и отчасти краткопоемных равнинных участках. Остальные семейства (*Polygonaceae*, *Limoniaceae*, *Boraginaceae*, *Lamiaceae*, *Rubiaceae*, *Brassicaceae*, *Lythraceae*, *Ceratophyllaceae*, *Geraniaceae*) содержат от 1 до 4 эндемичных видов. Из 59 эндемичных видов Причерноморья в плавнях всех крупных рек встречаются 5 (*Apera maritima* Klok., *Senecio borysthenicus* (DC.) Andrz., *Syrenia cana* (Pill. et Mitt.) Neilr., *Elytrigia pseudocaesia* (Pacz.) Prokud., *Ceratophyllum tanaiticum* Sapjeg.). Только на Дунае произрастает 9 эндемичных видов (*Lythrum malanospermum* Savul. et Zahar., *Agrostis maeotica* Klok., *Polygonum hypanicum* Klok., *Rumex halacsyi* Rech., *Asperula setulosa* Boiss., *Trapa danubialis* Dobrocz., *Cerastium syvaschicum* Kleop., *Eremogone rigida* (Bieb.) Fenzl., *Melilotus arenarius* Grec.), на Днестре — 2 (*Centaurea majorovii* Dumb., *Eremogone cephalotes* (Bieb.) Fenzl), на Днепре — 12 (*Centaurea paczoskii* Kotov et Klok., *Cirsium elodes* Bieb., *Jurinea paczoskiana* Iljin, *Polygonum patulum* Bieb., *P. saporoviense* Klok., *Trapa borysthenica* V. Vassil., *T. maeotica* Woronow, *Dianthus guttatus* Bieb., *D. squarrosus* Bieb., *Astragalus borysthenicus* Klok., *Thymus borysthenicus* Klok. et Schost.), на Кубани — 4 (*Centaurea marschalliana* Spreng., *Symphytum caucasicum* Bieb., *Goniolimon graminifolium* (Ait.) Boiss., *G. tataricum* (L.) Boiss.), на Дону — 3 (*Carduus thoermeri* Weinm., *Limonium platyphyllum* Lincz., *Rubia tatarica* (Trev.) Fr. Schmidt). 12 встречаются в плавнях 3—4 рек, остальные — 2 рек. Больше всего общих эндемичных видов у Днепра и Дона, что подтверждается данными геологов о едином устье этих рек в прошлом.

Такое распределение отражает пространственную изоляцию развития элементов эндемичного, главным образом псаммофильного, флористического комплекса. Об этом писал еще Е. М. Лавренко (1936), считавший ее одним из факторов селекции псаммофитных эндемичных видов. Экотопами, где происходило формирование псаммофитного эндемичного комплекса плавнево-литорального ландшафта Причерноморья, стали прежде всего приморские гривы, отличающиеся высоким динамизмом рельефа их территории вследствие аллювиальных и эоловых процессов. В таких условиях производился отбор видов и обеспечивалось их локальное развитие. Водная флора плавнево-литорального ландшафта также характеризуется видовым эндемизмом, который хотя и выражен менее четко, чем у псаммофитной флоры, но все же достаточно характерен. Остальные флористические комплексы (лесной, болотный, луговой и галофитный) собственными эндемичными видами не отличаются.

Из 1321 вида плавнево-литорального ландшафта Причерноморья 130 встречаются редко и очень редко. Из них больше половины — виды степных сообществ, нашедшие в плавнях благоприятные условия для произрастания, около четверти произрастает в водных и болотных сообществах. Редкие виды характеризуются в основном европейским ареалом (*Ceratophyllum tanaiticum*, *Pilularia globulifera* L., *Trapa borysthenica*, *T. danubialis*) и отчасти евразийским (*Nymphoides peltata*, *Salvinia natans* (L.) All. и др.). В плавнях еще на значительных площадях встречаются виды, занесенные в «Красную книгу СССР» — *Cladium mariscus*, *Trapa natans* L. s. l., *Elytrigia stipifolia* (Czern. ex Nevski)

Nevski, *Glaucium flavum* Crantz., *Leucojum aestivum* L., *Eremogone cephalotes*, а также «Красную книгу Украинской ССР» — *Cladium mariscus*, *Trapa natans*, *Salvinia natans*, *Marsilea quadrifolia* L., *Damasonium alisma* Mill., *Orchis palustris* Jacq., *Epipactis palustris* (L.) Crantz.

В биоморфологическом спектре преобладают травянистые растения — 94.1 %, среди которых поликарпиков — 60.56, однолетников — 32.25, двулетников — 7.19 %. На долю деревьев и кустарников приходится около 6 % (2.57 и 3.33 %). Наибольшим числом травянистых видов характеризуются Дунай, Дон, Кубань, Южный Буг, Днестр. Поликарпики преобладают на Днестре, Дону и Южном Буге, двулетники — на Дону, однолетники — на Дунае и Днепре. Наибольшее распространение деревьев и кустарников отмечено на Днепре и Днестре.

49.05 % общего числа видов флоры составляют гемикриптофиты, третью часть (30.58 %) — терофиты. Остальные виды представлены приблизительно равным количеством гелофитов, гидрофитов и фанерофитов. Наземных и водных геофитов — по 29 видов. Всего 4 вида хамефитов. Наиболее высоким процентным содержанием гемикриптофитов отличаются Дон (51.5 %) и Кубань (49.2 %). На остальных реках оно несколько ниже и составляет от 45.3 до 47.7 %. Терофиты наиболее представлены во флорах малых рек (в среднем около 35 %) — Сарата, Хаджидер, Кагальник, Миус, Ея, Челбас, Бейсуг и др. Число фанерофитов во флоре очень мало.

В анализируемой флоре преобладают энтомофильные виды — 54.2 %, значительный удельный вес и анемофильных — 27.6 %. Видов-гидрофилов немного, совсем мало автогамных видов (10). 6 видов размножаются только вегетативно, 12 — спорами. По способу диссеминации виды распределяются следующим образом: 1-е место занимают анемохоры (40.9 %), 2—е — зоохоры (38.4 %) и 3-е — гидрохоры (11.1 %). Барохоры составляют 8.6 %, совсем незначительно представлены антропохоры (3. 9%). Смешанный тип диссеминации наблюдается у 13.7 % видов.

В экологическом спектре флоры преобладают мезофиты — 27.3 %, мезоксерофиты — 17.9, ксеромезофиты — 16.2 и гигрофиты — 11.2 %. На остальные виды приходится менее 10 % от общей флоры. Так, гидрофиты составляют 6.3 %, мезогигрофиты — 4.4, гигромезофиты — 7.3, ксерофиты — 9.4 %. Значительный интерес представляет распределение видов разных экологических групп по рекам. На 1-м месте во флоре плавнево-литорального ландшафта находятся мезофиты (рис. 2). На 2-м — на Днестре и Южном Буге — гигрофиты; на Дунае, Днепре, Кубани, Дону и малых реках — мезоксерофиты. На 3-м месте на Дунае находятся гигрофиты; Днестре и Южном Буге — мезоксерофиты; Днепре, Кубани, Дону и малых реках — ксеромезофиты.

Анализ распределения видов по отношению к химическому составу почв и донных отложений показывает, что во флоре преобладают виды, предпочитающие нейтральную реакцию среды (53.8 %). Виды индифферентные составляют 18.1, ацидофилы — 8.3 %. Гликогалофиты — 12.6, крино- и эугалофиты — 1.9 %. 4.3 % составляют базифилы.

Анализ флоры в зависимости от широты эколого-ценотической амплитуды видов показывает, что на 1-м месте находятся виды с гемиэвритопным фитоценоциклом (55.5 %), на 2-м — с гемистенотопным (21.2 %) и 3-м — с эвритопным (19.7 %). Видов со стенотопным фитоценоциклом всего 3.6 %. Последние представлены в основном водными и болотными реликтами — *Trapa natans*, *Nymphoides peltata*, *Pilularia globulifera*, *Cladium mariscus* и др. По характеру поведения видов в сообществах во флоре преобладают патиенты (54.6 %), вдвое меньше эксплерентов (28.4 %). Виолентов — 17.1 %.

Анализ флоры по хозяйственно ценным признакам ее видов показывает, что около половины из них имеет кормовое значение (49.2 %) (*Elytrigia repens* (Pacz.) Prokud., *E. pseudocaesia*, *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert, *Beck-*

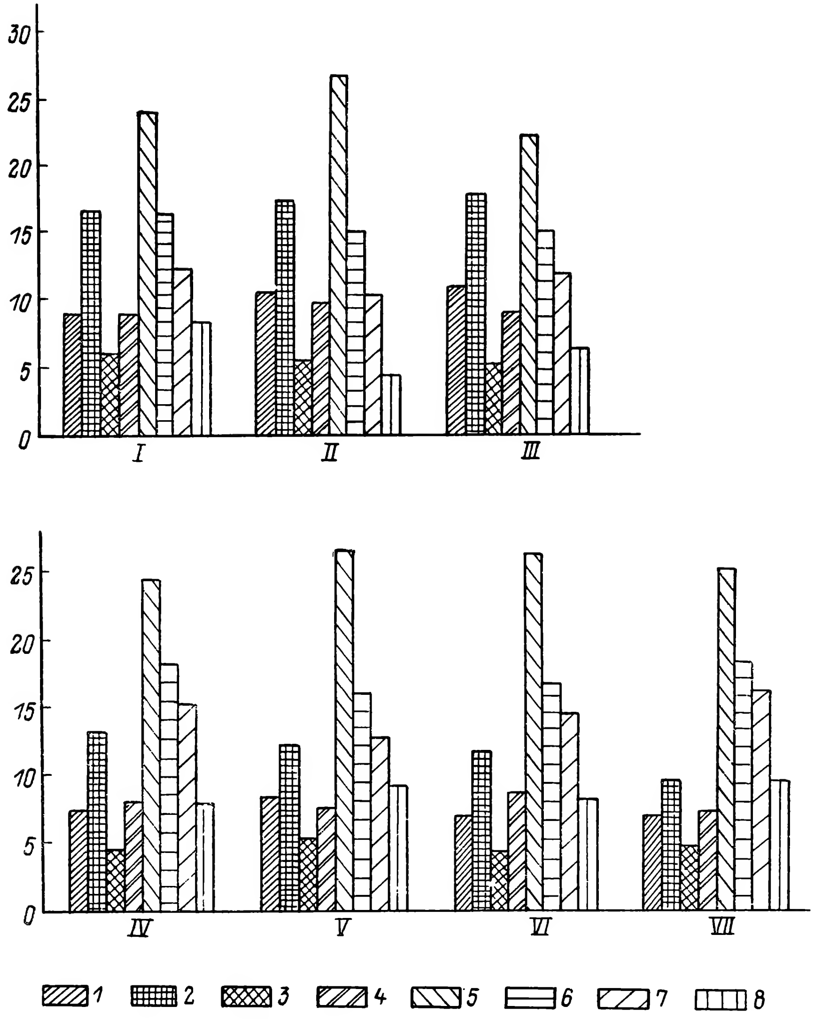


Рис. 2. Распределение видов растений плавнево-литорального ландшафта Северного Причерноморья по экологическим группам в зависимости от степени увлажнения.

Группы геокомплексов устьевых областей рек: *I* — Дуная, *II* — Днестра, *III* — Южного Буга, *IV* — Днепра, *V* — Кубани, *VI* — Дона, *VII* — малых рек. Экологические группы: *1* — гидрофиты, *2* — гигрофиты, *3* — гигромезофиты, *4* — мезогигрофиты, *5* — мезофиты, *6* — мезоксерофиты, *7* — ксеромезофиты, *8* — ксерофиты. По оси ординат — число видов (%) от их общего числа во флоре плавневолиторального ландшафта Причерноморья.

mannia eruciformis (L.) Host., *Festuca pratensis* Huds., *Melilotus albus* Medik. и мн. др.). Кроме того, довольно большое число видов в настоящее время используется официальной и народной медициной (*Glycyrrhiza glabra* L., *Inula helenium* L., *Bidens tripartita* L., *Achillea millefolium* L., *Tanacetum vulgare* L. и др.). Содержит флора и виды, имеющие декоративное значение (13.3 %) (*Nelumbo nucifera*, *Leucanthemella serotina* (L.) Tzvel., *Tripolium pannonicum* (Jacq.) Dobrocz., *Nymphoides peltata*, *Nymphaea alba*, *Nuphar lutea* и др.). Доля медоносных и пергоносных видов флоры составляет 10.2 %, из них перспективны *Tripolium vulgare* Nees, *Amorpha fruticosa* L., *Elaeagnus argentea* Pursh., *Tamarix ramosissima* Ledeb., *Melilotus officinalis* (L.) Pall., *Salix acutifolia* Willd., *S. cinerea* L. Не меньшее значение имеют и технические виды (7.3 %). Это прежде всего *Phragmites australis*, *Zostera marina* L., *Salix alba* L. и др.

Как лекарственно-пищевые (5.4 %) могут быть названы *Ribes nigrum* L., *Hippophaë rhamnoides* L., *Rubus caesius* L., *Cichorium intybus* L., *Mentha aquatica* L., эфироносные (3.7 %) — *Chenopodium ambrosioides* L., *Sium latifolium* L., *Acorus calamus* L., виды рода *Mentha* и др., красильные (2.2 %) — *Rumex hydrolapathum*, *Sinapis alba* L., *Lysimachia vulgaris* L., *Crepis tectorum* L., *Eupatorium cannabinum* L., дубильные (2.1 %) — *Rumex hydrolapathum*, *R. confertus* Willd., *Lythrum virgatum* L., *L. salicaria* L., *Iris pseudacorus* L. Ядовитых видов всего 8 — *Cicuta virosa* L., *Conium maculatum* L., *Oenanthe aquatica* (L.) Poir., *Datura stramonium* L., *Hyoscyamus niger* L., *Solanum dulcamara* L., *Euphorbia seguierana* Neck., *E. villosa* Waldst. et Kit.

Флора плавнево-литорального ландшафта Причерноморья отличается богатством и разнообразием адвентивных видов, что обусловлено наличием больших, пригодных для их произрастания площадей, а также источниками заноса, которыми являются водотоки устья и животные, в частности птицы. Нами установлено, что по низовьям Дуная проходит миграционный путь адвентивных видов из юго-западных районов Европы в восточные. В последние 10—15 лет по этому пути на территорию СССР мигрировало более 10 адвентивных видов (Дубина, Протопопова, 1980, 1982, 1983, 1984а, б).

По рекам адвентивные виды распределены неравномерно. На Дунае они составляют 18.3 % флоры плавнево-литорального ландшафта этой реки, Днестре — 13.4, Южном Буге — 8.6, Днепре — 10.7, Кубани — 11.06, Дону — 10.03 %. Большинство из них произрастает на мелиорированных участках плавней, освоенных под огороды, рисовые поля, а также в прибрежной зоне. На рисовых полях встречаются 13 облигатных адвентивных сорных видов, из которых 11 характерны для Дуная, 7 — для Кубани, 5 — для Днепра и 4 — для Дона. Злостными сорняками риса являются *Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv., *E. oryzoides* (Ard.) Fritsch., *Monochoria korsakowii* Regel et Maack, *Cyperus difformis* L. Все эти виды занимают большие площади на аллювиальных отложениях плавней.

В заключение необходимо отметить, что, несмотря на богатство популяционного и формового разнообразия растений плавней, до сих пор оно еще не используется, а изучение этих растений только начинается. Например, в плавнях Дуная выявлены 30 форм *Hippophaë rhamnoides*, которые отличаются урожайностью, богатством и разнообразием биологически активных веществ (Джуренко, 1985). Заслуживают внимания и ценные кормовые растения (*Vicia*, *Trifolium*, *Lathyrus*), представленные в плавнях рядом высокопродуктивных биологических рас.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андриенко Т. Л., Шеляг-Сосонко Ю. Р. Растительный мир Украинского Полесья в аспекте его охраны. Киев: Наук. думка, 1983. 217 с. — *Байдин С. С.* Стадийность развития устьевой области реки // Вопр. гидрологии устьев рек. Тр. Гос. океаногр. ин-та. 1971. Вып. 104. С. 5—31. — *Байдин С. С., Михайлов В. Н.* Проблемы устьевых областей рек, впадающих в южные моря СССР // Вод. ресурсы. 1979. № 1. С. 81—96. — *Богдан В. С., Шумаков Б. А.* Закубанские плавни в почвенно-ботаническом и мелиоративном отношениях // Тр. Кубанск. с.-х. ин-та. 1925. Т. 3. С. 1—54. — *Герасимов И. П.* Равнины европейской части СССР. М.: Наука, 1974. 252 с. — *Джуренко Н. И.* Изучение облепихи крушиновидной, произрастающей в дельте Дуная // Биолого-экологические особенности интродуцированных растений. Киев: Наук. думка, 1985. С. 63—65. — *Доктуровский В.* К флоре Херсонской губернии // Тр. ботан. сада Юрьев. ун-та. 1905. Т. 7. С. 169—173. — *Дубина Д. В., Протопопова В. В.* Нові для флори СРСР види водяних папоротей з родини *Azollaceae* // Укр. ботан. журн. 1980. Т. 37, № 5. С. 20—26. — *Дубина Д. В., Протопопова В. В.* Новий для флори СРСР вид ряски — *Lemna minuscula* Hertner // Укр. ботан. журн. 1982. Т. 39, № 4. С. 47—51. — *Дубина Д. В., Протопопова В. В.* Новий для флори СРСР вид роду *Chenopodium* L. — *Chenopodium pumilio* R. Br. // Укр. ботан. журн. 1983. Т. 40, № 4. С. 47—52. — *Дубина Д. В., Протопопова В. В.* *Euphorbia maculata* L. — новий для флори України вид // Укр. ботан. журн. 1984а. Т. 41, № 3. С. 33—36. — *Дубина Д. В., Протопопова В. В.* Новий для флори європейської частини СРСР вид — *Torulinium ferax* (Rich.) Urb. // Укр. ботан. журн. 1984б. Т. 41, № 5. С. 21—25. — *Залогин Б. С., Роди-*

онов Н. А. Устьевые области рек СССР. М.: Мысль, 1969. 312 с. — *Захаров Л.* Сплавины Кубанских плавен // Бот. журн. 1933. Т. 18, № 4. С. 287—298. — *Камелин Р. В.* Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л.: Наука, 1973. 356 с. — *Климентов Л. В.* Заметка о плавах низовьев р. Днестра // Зап. Одесск. о-ва естествоиспытателей. 1927. Т. 43. С. 65—66. — *Климентов Л. В.* Плавы низовьев Днестра и Днепра, их генезис и некоторые свойства // Укр. ботан. журн. 1953. Т. 10, № 3. С. 34—42. — *Клоков В. М.* Матеріали до флори радянської ділянки долини Дунаю // Укр. ботан. журн. 1967. Т. 24, № 1. С. 76—80. — *Клоков В. М.* Водная растительность и флористические особенности Килийской дельты Дуная: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Киев, 1978. 20 с. — *Ковда В. А.* Значение дельтовых экосистем в биосфере // Биологическая продуктивность дельтовых экосистем Прикаспийской низменности Кавказа. Материалы Всесоюз. науч. конф., 15—19 августа 1978 г. Махачкала, 1978. С. 10—12. — *Косенко И. С.* К познанию растительности лиманов и плавней Приазовского побережья Кубанского края // Тр. с.-х. ин-та. Краснодар, 1924. Т. 1, вып. 2. С. 93—111. — *Крашенинников И. М., Горшкова С. Г., Иванова И. А.* Растительный покров долины бассейна Нижнего Дона // Тр. Гл. ботан. сада. 1928. Т. 41. С. 1—341. — *Кузьменко И. Т.* Особенности биологической продуктивности пойменных и дельтовых ландшафтов // Биологическая продуктивность дельтовых экосистем Прикаспийской низменности Кавказа. Махачкала, 1978. С. 41—43. — *Лавренко Е. М.* К вопросу о возрасте псаммоэндемизма на юге европейской части СССР // Изв. Гос. географ. о-ва. 1936. Т. 68, вып. 1. С. 35—43. — *Лавренко Е. М.* Степи СССР // Растительность СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. Т. 2. С. 1—265. — *Лавренко Е. М.* Принципы и единицы геоботанического районирования // Геоботаническое районирование СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947а. С. 9—13. — *Лавренко Е. М.* Евразиатская степная область // Там же. 1947б. С. 95—107. — *Лавренко Е. М.* Степи // Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. С. 203—272. — *Липский В. И.* Исследования о флоре Бессарабии // Зап. Киев. о-ва естествоиспытателей. 1889. Т. 10, № 1. С. 228—387. — *Михайлов В. Н., Рогов М. М., Макарова Т. А., Полонский В. Ф.* Динамика гидрографической сети неприливных устьев рек. М.: Гидрометеоиздат, Моск. отд-ние, 1977. 293 с. — *Михайлов В. Н., Рогов М. М., Чистяков А. А.* Речные дельты (гидролого-морфологические процессы). Л.: Гидрометеоиздат, 1986. 280 с. — *Пастухов Н. А.* К флоре Нижней Кубани // Изв. Кавказ. музея. 1917. Т. 10, вып. 4. С. 308—312. — *Пачоский И. К.* Очерк растительности Днепровского уезда Таврической губернии // Зап. Новорос. о-ва естествоиспытателей. 1904. Т. 26. С. 1—159. — *Пачоский И. К.* Материалы для флоры северной части Таврической губернии // Зап. Новорос. о-ва естествоиспытателей. 1908. Т. 31. С. 1—59. — *Пачоский И. К.* Основные черты развития флоры юго-западной России. Херсон, 1910. 430 с. — *Пачоский И. К.* Материалы для флоры Бессарабии // Тр. Бессараб. о-ва естествоиспытателей. 1912. Т. 3. 91 с. — *Пачоский И. К.* Плавни Дуная // Очерк растительности Бессарабии. Кишинев, 1914. С. 26—29. — *Пачоский И. К.* Описание растительности Херсонской губернии. Леса. Ч. 1. Херсон, 1915. 202 с. — *Пирожников П. Л.* Устья крупных рек и приустьевые морские районы как специфические экосистемы // Сб. науч. тр. НИИ оз. и реч. рыб. хоз-ва. 1984. № 223. С. 112—122. — *Полонский В. Ф.* Оценка роли различных факторов в перераспределении стока по русловой сети дельты на примере устья Дуная // Гидрология устьев рек. Тр. гос. океанограф. ин-та. 1973. Вып. 116. С. 74—81. — *Роговской П. А.* К познанию водоемов поймы р. Кубань // Тр. Краснодар. пед. ин-та. 1935. Т. 5, № 1. С. 64—73. — *Роговской П. А.* К флоре Краснодарского края // Сов. ботаника. 1941. № 4. С. 66—70. — *Семенов-Тян-Шанский В. П.* К вопросу о нарастании дельты Дуная. СПб, 1908. С. 1—9. — *Сисонов А. И.* Гидрология устьевой области Кубани. М.: Гидрометеоиздат, 1958. 140 с. — *Смирнова-Гараева Н. В.* Водная растительность Днестра и ее хозяйственное значение. Кишинев: Штиинца, 1980. 128 с. — *Соколовський О. І.* До характеристики флори Дніпровських плавнів // Зап. Київ. зоотехн. ін-ту. 1927. Т. 4. С. 159—187. — *Тихомиров Ф. К., Демченко Н. И.* Систематический, биоморфологический и эколого-географический анализ флоры северо-западного Причерноморья // Исследование флоры северо-западного Причерноморья. Одесса: Маяк, 1975. Т. 1. 112 с. — *Флеров А. Ф.* Типы болот в дельте и низовьях Кубани // Торфяное дело. 1929. Т. 3—4. С. 134—138. — *Флеров А. Ф.* Типы растительности дельты и низовьев р. Кубань и р. Анапки // Тр. Северо-Кавказ. ассоц. н.-и. ин-та. 1930. Т. 83. С. 1—53. — *Шалыт М. С.* Материалы к познанию растительности Нижнего Приднепровья // Изв. Крым. ин-та. 1939. Т. 8. С. 149—234. — *Швебс Г. И., Васютинская Т. Д.* Районирование долинных парагенетических ландшафтных комплексов малых рек // Физ. геогр. и геоморф. 1979. Вып. 21. С. 33—39. — *Швебс Г. И., Васютинская Т. Д., Антонова С. А.* Долинноречные парагенетические ландшафты // География и природ. ресурсы. 1982. № 1. С. 24—32. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р., Дидух Я. П., Молчанов Е. Ф.* Государственный заповедник «Мыс Мартьян». Киев: Наук. думка, 1985. 256 с. — *Шехов А. Г.* Растительные сообщества рыбоводных водоемов дельты Дона и их продуктивность // Ботан. исследования. Ростов н/Д: Изд-во Рост. ун-та, 1968. С. 98—103. — *Шехов А. Г., Губина Г. С.* Макрофиты и фитопланктон плавневых кубанских лиманов // Бот. журн. 1969. Т. 54, № 8. С. 1283—1287. — *Шифферс Е. В.* Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 399 с. — *Шифферс-Рафалович Е. В.* Приазовские лиманы и плавни нижнего течения р. Кубани // Изв. Гл. Ботан. сада СССР. 1928. Вып. 5—6. С. 520—540. — *Щепкина О. И.* Флора Аксайского района Донского округа Северо-Кавказского края // Изв. Северо-Кавказ. гос. ун-та. 1926. Т. 9. С. 20—39. — *Щепкина О. М.* Материалы к флоре южной части Донского округа Азово-Черноморского края // Учен. зап. Ростов. гос. ун-та. 1934. Вып. 2. С. 5—27.

Институт ботаники АН УССР,
Киев.

Получено 15 VIII 1988.

SUMMARY

The definition of plavni-littoral landscape of the Northern Black Sea regions and the brief characteristics of its distinguishing features are presented. Systematic, geographical, biomorphological, ecological, coenotical and economic structure of the flora is presented. Some aspects of the flora's endemism are also discussed.

ТОМ 74 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1989, № 11

УДК 581.9 : 582.29 (571.15)

Н. В. Седельникова, Н. Н. Лащинский, В. Г. Лузанов

ЭПИФИТНЫЕ ЛИШАЙНИКИ ЧЕРНЕВЫХ ЛЕСОВ САЛАИРА (АЛТАЕ-САЯНСКАЯ ГОРНАЯ СИСТЕМА)

N. V. SEDELNIKOVA, N. N. LASHCHINSKIY, V. G. LUZANOV.

EPIPHITIC LICHENS OF CHERNEVOY FORESTS OF SALAIR
(THE ALTAI-SAYAN MOUNTAIN SYSTEM)

Впервые для Салаира приводится видовой состав эпифитных лишайников из 222 видов, 66 родов и 28 семейств. Показано их значительное видовое разнообразие как для основных древесных пород, так и для деревьев второй и третьей величин, что, по-видимому, связано с благоприятными экологическими условиями влажных темнохвойных лесов. Отмечено большое количество неморальных видов, многие из которых могли сохраниться в этих лесах с плиоцена.

Лишайники-эпифиты являются неотъемлемой частью лесных фитоценозов и дают ценный материал для познания вопросов истории флоры и растительности.

Салаирский кряж — невысокое горное поднятие на северо-западе Алтае-Саянской горной системы. Абсолютные высоты кряжа 400—450 м, с отдельными останцами до 500—600 м. Салаир является результатом древнего горообразования, оформившегося с карбона и неизменно остававшегося сушей до настоящего времени (Вдовин, Малолетко, 1969; Малолетко, 1972). В настоящее время рельеф кряжа представляет приподнятое асимметричное денудационное плато, расчлененное сетью долин и балок, врезанных на глубину 100—200 м, на отдельные различно ориентированные увалы. Географическое положение кряжа как барьера на пути влажных воздушных масс с Атлантики обусловливает обильные атмосферные осадки, достигающие 700—800 мм в год (Агроклиматические ресурсы. . ., 1971). Большая часть осадков выпадает в зимнее время. Снежный покров мощностью 100—150 см предохраняет почву от промерзания. Климат континентальный, среднегодовая температура воздуха колеблется от —2.1 до +2.3 °C.

Растительность Салаирского кряжа до настоящего времени в литературе описана очень слабо. Единственной обзорной работой, посвященной этому району, является статья П. П. Полякова (1934), составленная по материалам маршрутных исследований. Поэтому при характеристике растительности мы используем в основном данные наших многолетних стационарных и маршрутных исследований.

В растительном покрове кряжа отчетливо выделяются два пояса: лиственнично-сосново-березовых лесов предгорий и черневой тайги осевой части кряжа. Черневая тайга Салаира представлена в основном осиновыми и пихтово-осиновыми крупнотравными и крупнотравно-злаковыми лесами. Леса светлые, разреженные, много участков перестойного леса. Подлесок развит слабо и представлен отдельными крупными экземплярами черемухи, рябины, караганы древовидной и ивы козьей, которые нередко имеют жизненную форму одно- или малоствольного дерева третьей величины. Реже встречаются бузина и калина, а мелкие кустарники — смородина, малина, шиповник — не выделяются из травостоя. Травостой равномерный, густой, общее проективное покрытие 95—100 %. Подстилка практически отсутствует, и между стеблями растений просвечивают участки обнаженной поверхности почвы. Как и для всей черневой тайги юга Сибири, для этих лесов отмечается присутствие в составе травостоя реликтовых видов — осколков неморальной плиоценовой флоры, нашедших здесь убежище в эпоху плейстоцена. К настоящему времени для Салаира нами выявлены 18 реликтов из высших сосудистых растений, из которых нередки *Asarum europaeum* L., *Stachys sylvatica* L., *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) Beauv., *Festuca gigantea* (L.) Vill. Не менее характерной чертой черневой тайги Салаира является практически полное отсутствие напочвенного моховолишайникового покрова, что объясняется пышным развитием травостоя, создающего густую тень под своим пологом.

Лихенологических работ по Салаиру до настоящего времени не было, поэтому кроме задачи изучения видового состава лихенофлоры перед нами стоял и ряд других, в частности выяснение закономерностей размещения видов в различных местообитаниях, приуроченности их к различным древесным породам, выделение реликтов неморальной лихенофлоры, анализ которых углубляет современные представления об истории развития черневых лесов.

В данной статье мы касаемся только эпифитной лихенофлоры, так как в напочвенном покрове, как было сказано выше, лишайники почти отсутствуют, лишь отдельными экземплярами иногда встречаются представители рода *Peltigera*: *P. canina* (L.) Willd., *P. malacea* (Ach.) Funck, *P. didactyla* (With.) Laundon, *P. horizontalis* (Huds.) Baumg.

Сбор лихенологического материала проводился на стационаре и в зимнее время на лыжах, когда высота снегового покрова достигала полутора метров, что позволило тщательно собрать лишайники выше по стволу, и при оседании снега весной, а также в летнее время. Стационарные сборы способствовали получению наиболее полных данных как по всей эпифитной лихенофлоре черневых лесов, так и по отдельным древесным породам и кустарникам. Выявлено 222 вида лишайников, относящихся к 66 родам и 28 семействам, из которых 28 видов — новые для лихенофлоры Азии, 5 — новые для Сибири (табл. 1).

Наиболее крупными семействами в эпифитной лихенофлоре черневых лесов Салаира оказались *Physciaceae* (28 видов, около 13 %), *Lecideaceae* (24 вида, около 11 %), *Lecanoraceae* (19 видов, около 9 %), *Caliciaceae* и *Usneaceae* (по 16 видов и около 7 % каждое), среди представителей которых значительная роль принадлежит бореальным и неморальным лишайникам, связанным в своем генезисе с древесным субстратом лесных фитоценозов. Ведущими по количеству видов родами являются *Lecanora* (15 видов, около 7 %), *Arthonia* (13 видов, около 6 %), *Usnea*, *Bacidia* (по 10 видов, около 4.5 % каждый) и *Cladonia* (9 видов, около 4 %), характерные для бореальных лихенофлор умеренной Голарктики.

Сопоставление численных соотношений видов, родов, семейств данной эпифитной лихенофлоры с имеющимися материалами по европейской части СССР (Рассадина, 1930; Бязров, 1971, и др.), а также по Сибири (Макрый, 1985) обнаруживает ее несравненное богатство. Ведь по сути лишайники-эпифиты на Салаире изучались в одном типе леса — крупнотравном темнохвойном пихтово-осиновом, а показатели как общего видового разнообразия салаирской эпифитной лихенофлоры, так и отдельно по древесным породам оказались несравненно выше приведенных лихенофлор. Богатство лихенофлоры черневой тайги, видимо, недостаточно объяснить лишь благоприятными условиями увлажнения, оно связано и с богатой историей «черни», в которой сохранились редкие теперь в Сибири виды неморальной плиоценовой лихенофлоры.

По составу основных биоморф лишайники-эпифиты распределены следующим образом: накипные составляют 143 вида (около 65 %), листоватые — 46 ви-

ТАБЛИЦА 1

Видовой состав эпифитной лихенофлоры черневых лесов Салаира

Семейство, род, вид	Пихта	Осина	Береза	Рябина	Карагана	Ива	Черемуха	Калина	Бузина	Смородина	Древесина, пни
Arthoniaceae											
Arthonia didyma Koerb.	—	—	—	+	+	+	—	+	—	—	—
**A. dispersa* (Schrad.) Nyl.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
**A. dispuncta* Nyl.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
**A. elegans* (Ach.) Almqu.	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
A. exilis (Flk.) Anzi	—	—	+	+	+	—	+	+	+	+	—
A. helvola Nyl.	+	+	—	+	+	—	+	+	—	—	—
**A. incarnata* Kullh.	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
A. spadicea Leight.	—	—	—	+	+	+	+	+	—	—	—
A. mediella Nyl.	+	—	+	+	—	—	+	—	—	—	—
A. patellulata Nyl.	—	+	—	—	—	—	+	+	—	—	—
A. punctiformis Ach.	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—
A. radiata (Pers.) Ach.	+	+	—	+	+	+	+	+	—	—	—
**A. tenellula* Nyl.	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
***Arthothelium ruanum* Massal. Zw.	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—
Opegraphaceae											
Opegrapha cinerea Chev.	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
O. niveoatra (Borr.) Laund.	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
***O. rufescens* Pers.	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
O. varia Pers.	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
**O vermicellifera* (Kunze) Laund.	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
**O. viridis* (Pers. ex Ach.) Nyl.	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
O. vulgata Ach.	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Chrysothricaceae											
Chrysothrix candelaris (L.) Laund.	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
Pleosporaceae											
Arthopyrenia cembrina (Anzi) Grumm. ex Hawksw.	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A. grisea (Schleich.) Koerb.	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
A. punctiformis (Pers.) Massal.	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—
A. rhyponta (Ach.) Massal.	+	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
Leptorhaphis atomaria (Ach.) Szat.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
L. epidermidis (Ach.) Th. Fr.	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
L. lucida Koerb.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Mycomicrothelia atomaria (DC. et Mérat) Keissl.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
M. micula (Flot.) Koerb.	+	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—
M. wallrothii (Hepp) Hawksw.	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—
**Microthelia macularis* Massal.	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
Julella fallaciosa (Stiz. ex Arnold) R. C. Harris	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Pyrenulaceae											
**Pyrenula nitidella* (Flk. ex Schaer.) Müll. Arg.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
Strigulaceae											
**Anisomeridium biforme* (Borr.) R. C. Harris	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
**Strigula stigmatella* (Ach.) R. C. Harris	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—
Clathroporinaceae											
**Porina aenea* (Wallr.) Zahlbr.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Семейство, род, вид	Пихта	Осина	Береза	Рябина	Карагана	Ива	Черемуха	Калина	Бузина	Смородина	Древесина, пни
Microglaenaceae											
**Microglaena modesta* (Nyl.) A. L. Sm.	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—
Mycocaliciaceae											
Chaenothecopsis alboatra (Flk.) Nádv.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Ch. pusilla (Flk.) Schmidt	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Ch. subpusilla (Vain.) Tibell	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+
Ch. viridireagens (Nádv.) Schmidt	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Mycocalicium subtile (Pers.) Szat.	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Caliciaceae											
Calicium abietinum Pers.	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+
C. adaequatum Nyl.	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
C. denigratum (Vain.) Tibell	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. glaucellum Ach.	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
C. salicinum Pers.	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
C. viride Pers.	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Chaenotheca brunneola (Ach.) Müll. Arg.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Ch. chrysocephala (Turn. ex Ach.) Th. Fr.	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ch. furfuracea (L.) Tibell	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ch. gracillima (Vain.) Tibell	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
Ch. phaeocephala (Turn.) Th. Fr.	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Ch. trichialis (Ach.) Th. Fr. var. *nudiuscula* (Schaer.) Zahlbr.	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Sclerophora coniophaea (Norm.)?	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
S. nivea (Hoffm.) Tibell	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
Cyphelium lucidum (Th. Fr.) Th. Fr.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
C. tigillare (Ach.) Ach.	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Graphidaceae											
Graphis scripta (L.) Ach.	+	—	+	+	—	+	+	—	—	—	—
var. *pulverulenta* (Pers.) Ach.	+	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—
var. *serpentina* Nyl.	—	—	—	+	—	+	+	—	—	—	—
Phaeographis dendritica (Ach.) Müll. Arg.	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
Gyalectaceae											
Pachyphiale fagicola (Hepp in Arnold) Zw.	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
Peltigeraceae											
Peltigera canina (L.) Willd.	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—
P. degenii Gyeln.	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
P. malacea (Ach.) Funck	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
P. mauritzii Gyeln.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
P. didactyla (With.) Laundon	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	+
Nephromiaceae											
Nephroma bellum (Spreng.) Tuck.	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
N. helveticum Ach.	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
N. isidiosum (Nyl.) Gyeln.	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—
N. parile (Ach.) Ach. var. *subparile* (Gyeln.) Szat.	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+
N. resupinatum (L.) Ach.	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
Lobariaceae											
Lobaria pulmonaria (L.) Hoffm.	+	+	+	+	—	+	—	—	—	—	—
L. scrobiculata (Scop.) DC. in Lam.	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Семейство, род, вид	Пихта	Осина	Береза	Рябина	Карагана	Ива	Черемуха	Калина	Бузина	Смородина	Древесина, пни
Collemataceae											
Collema fragrans (Sm.) Ach.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. nigrescens (Huds.) DC.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Leptogium saturninum (Dicks.) Nyl.	—	+	+	+	—	+	—	—	—	—	—
Lecideaceae											
**Biatora botryosa* Fr.	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
B. helvola Koerb. ap. Hellb.	—	+	—	—	—	—	—	+	—	—	—
B. symmicta (Ach.) Fr.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+
B. symmictera (Nyl.) Räs.	+	—	—	—	+	—	+	—	—	—	+
B. turgidula (Fr.) Nyl.	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
B. vernalis (L.) Fr.	—	—	—	+	—	+	+	+	—	—	—
B. viridescens (Schrad. in Gmel.) Fr.	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Lecidella euphorea (Flk.) Hertel	+	+	+	+	+	+	—	+	—	—	—
Hypocenomyce scalaris (Ach. ex Liljebl.) Choisy	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+
Catinaria atropurpurea (Schaer.) Vězda et Poelt	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
**C. laureri* (Hepp ex Th. Fr.) Degel.	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
**Catillaria nigroclavata* (Nyl.) Schul.	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. globulosa (Flk.) Th. Fr.	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
**Cliostomum graniforme* (Hag.) Coppins	+	—	—	+	+	—	+	+	—	—	+
**Bacidia friesiana* (Hepp) Koerb.	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
B. hegetschweileri (Hepp) Vain.	+	+	+	+	+	—	+	+	—	—	+
**B. incompta* (Borr.) Anzi	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
***B. laurocerasi* (Delise ex Duby) Ozenda et Clauz	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—
B. obscurata (Sommerflt.) Zahlbr.	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
***B. polychroa* (Th. Fr.) Koerb.	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
***B. rosella* (Pers.) DNot.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
B. rubella (Hoffm.) Massal.	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—
B. sphaeroides (Dicks.) Zahlbr.	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—
B. subincompta (Nyl.) Arnold	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—
Lecanoraceae											
Lecanora allophana Nyl.	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
L. argentata (Ach.) Malme	+	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—
f. *sorediata* (Schaer.) Vain.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
L. carpinea (L.) Vain.	—	—	—	+	+	—	+	—	—	—	—
L. cateilea (Ach.) Massal.	—	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—
L. chlarona (Ach.) Nyl.	+	—	—	+	+	—	+	—	—	—	—
f. *nonreagens* L. Kofl.	+	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—
L. chlarotera Nyl.	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—
L. glaucella (Flot.) Nyl.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
**L. intumescens* (Rebent.) Rabenh.	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—
**L. leptyrodes* (Nyl.) Nilss.	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
**L. pallida* (Schreb.) Rabenh.	—	—	—	+	—	+	+	—	—	—	—
**L. persimilis* Th. Fr.	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
L. populicola (DC. in Lam. et DC) Duby	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
L. pulicaris (Pers.) Ach.	—	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—
**L. septentrionalis* H. Magn.	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—
L. vogulorum Vain.	+	—	+	—	—	—	+	—	—	+	—
Lecania cyrtella (Ach.) Th. Fr.	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
**L. cyrtellina* (Nyl.) Sandst.	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
L. dubitans (Nyl.) A. L. Sm.	+	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—
**L. prasinoides* Elenk.	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Aspiciliaceae											
Pachyospora mutabilis (Ach.)?	—	—	—	+	—	+	+	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Семейство, род, вид	Пихта	Осина	Береза	Рябина	Карагана	Ива	Черемуха	Калина	Бузина	Смородина	Древесина, пни
Hypogymniaceae											
Hypogymnia physodes (L.) Nyl.	+	—	+	+	+	+	+	+	—	—	+
H. tubulosa (Schaer.) Hav.	+	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—
H. vittata (Ach.) Gas.	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
Parmeliaceae											
Flavoparmelia caperata (L.) Hale	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Melanelia elegantula (Zahlbr.) Essl.	—	—	—	+	—	+	+	—	—	—	—
M. exasperata (DNot.) Essl.	+	+	—	+	+	—	+	+	—	—	—
M. exasperatula (Nyl.) Essl.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—
M. glabra (Schaer.) Essl.	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
M. olivacea (L.) Essl.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
M. septentrionalis (Lynge) Essl.	—	—	+	+	—	+	—	—	—	—	—
Flavopunctelia soredica (Nyl.) Hale	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
Parmelia sulcata Tayl.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+
Parmeliopsis ambigua (Wulf.) Nyl.	+	—	+	—	—	+	—	—	—	—	+
P. hyperopta (Ach.) Arnold	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+
Platismatia glauca (L.) C. Culb. et W. Culb.	+	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—
Cetraria pinastri (Scop.) S. Gray	+	—	+	+	—	+	+	—	—	—	+
Usneaceae											
Evernia divaricata (L.) Ach.	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
E. esorediosa (Müll. Arg.) DR.	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
E. mesomorpha Nyl.	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	+
Bryoria furcellata (Fr.) Brodo et D. Hawksw.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
B. implexa (Hoffm.) Brodo et D. Hawksw.	+	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—
B. nadvornikiana (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw.	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Usnea esthonica Räs.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
U. filipendula Stirt.	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
U. fulvoreagens (Räs.) Räs.	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
U. glabrescens (Nyl.) Räs.	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
U. hirta (L.) Wigg.	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
U. laricina Vain.	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
U. perplexans Stirt.	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
U. subfloridana Stirt.	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
U. sublaxa Vain.	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
Ramalinaceae											
Ramalina asahinana Zahlbr.	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—
R. calicaris (L.) Fr.	+	—	—	+	+	+	+	—	—	—	—
R. dilacerata (Hoffm.) Hoffm.	+	—	+	+	—	—	—	—	—	—	+
R. pollinaria (Westr.) Ach.	+	—	—	+	—	+	—	—	—	—	+
R. roesleri (Hochst. ex Schaer.) Hue	+	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—
R. sinensis Jatta	+	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—
R. thrausta (Ach.) Nyl.	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Cladoniaceae											
Cladonia bacillaris (Ach.) Nyl.	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
C. bacilliformis (Nyl.) Vain.	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
C. botrytes (Hagen) Willd.	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+
C. chlorophaea (Flk.) Spreng.	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+
C. crispata (Ach.) Flot.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
C. deformis (L.) Hoffm.	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
***C. incrassata* Flk.	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. ochrochlora Flk.	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
C. turgida (Ehrh.) Hoffm.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Cladina mitis (Sandst.) Hale et W. Culb.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+

Семейство, род, вид	Пихта	Осина	Береза	Рябина	Карагана	Ива	Черемуха	Калина	Бузина	Смородина	Древесина, пни
Pertusariaceae											
Pertusaria albescens (Huds.) M. Choisy et Werner	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—
P. alpina Hepp ex Ahles	+	+	—	+	+	+	+	—	—	+	—
P. amara (Ach.) Nyl.	+	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—
P. carneopallida (Nyl.) Anzi	—	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—
**P. constricta* Erichs.	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
P. globulifera (Turn.) Massal.	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
P. hemisphaerica (Flk.) Erichs.	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
P. sommerfeltii Flk.	—	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—
Candelariaceae											
Candelaria concolor (Dicks.) Stein	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Candelariella aurella (Hoffm.) Zahlbr.	+	+	—	+	—	+	—	+	+	—	—
C. lutella (Vain.) Räs.	—	+	—	+	—	—	—	—	+	—	—
C. vitellina (Hoffm.) Müll. Arg.	+	—	—	+	+	—	+	+	—	—	—
C. xanthostigma (Ach.) Lett.	—	+	—	+	+	+	+	—	+	—	—
Teloschistaceae											
**Blastenia obscurella* Lahm.	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
Caloplaca cerina (Ehrh. ex Hedw.) Th. Fr.	—	+	—	+	—	—	—	+	+	—	—
C. flavorubescens (Huds.) Laund.	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—
C. haematites (Chaub. ex St.-Amans) Zw.	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—
C. holocarpa (Hoffm.) Wade	—	+	—	+	+	+	+	—	+	—	—
Xanthoria candelaria (L.) Arnold	—	+	—	+	+	+	—	—	+	—	—
Physciaceae											
Buellia disciformis (Fr.) Mudd	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—
B. erubescens Arnold	—	—	—	+	—	+	+	—	—	—	—
B. geophila (Flk.) Lynge	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—
B. insignis (Naeg.) Th. Fr.	+	—	—	+	—	—	+	—	—	—	+
B. punctata (Hoffm.) Massal.	+	—	+	—	—	—	+	+	+	—	—
B. schaereri DNot.	+	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—
Rinodina archaea Arnold	—	—	—	+	—	+	+	—	—	—	—
R. exigua (Ach.) S. Gray	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—
R. exiguella (Vain.) H. Magn.	—	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—
**R. polyspora* Th. Fr.	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—
R. pyrina (Ach.) Arnold	+	+	—	+	+	+	+	+	+	—	+
R. septentrionalis Malme	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+	—
R. sibirica H. Magn.	—	—	—	+	—	—	—	+	+	+	—
R. sophodes (Ach.) Massal.	—	—	+	+	+	+	+	+	—	—	—
Phaeophyscia ciliata (Hoffm.) Moberg	—	+	—	+	+	—	—	+	—	—	—
Ph. nadvornikii (Frey et Poelt) Golubk.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ph. orbicularis (Neck.) Moberg	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
Physcia aipolia (Ehrh.) Fürnr.	—	+	—	+	+	—	—	—	—	—	—
Ph. adscendens (Th. Fr.) Oliv.	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—
Ph. dubia (Hoffm.) Lett.	—	—	—	+	+	+	+	—	—	—	+
Ph. stellaris (L.) Nyl.	—	+	—	+	+	+	—	+	+	—	—
Ph. tenella (Scop.) DC. in Lam. et DC.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—
Physconia detersa (Nyl.) Poelt	—	+	—	+	+	—	—	—	—	—	—
Ph. distorta (With.) Laundon	—	+	—	+	—	+	+	—	+	—	—
Ph. enteroxantha (Nyl.) Poelt	—	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—
Ph. grisea (Lam.) Poelt	—	+	+	+	+	+	+	—	+	—	—
var. *pityrea* (Ach.) Poelt	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—
Ph. venusta (Ach.) Poelt	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—
Heterodermia speciosa (Wulf.) Trevis.	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Семейство, род, вид		Пихта	Осина	Береза	Рябина	Карагана	Ива	Черемуха	Калина	Бузина	Смородина	Древесина, пни
Micareaceae												
**Micarea cinerea* (Schaer.) Hedl.		—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
**M. denigrata* (Fr.) Hedl.		+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+
M. melaena (Nyl.) Hedl.		—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Lichenes imperfecti												
Lepraria aeruginosa Sm. ap. Sm. et Sowerb.		+	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—
Всего видов	222	86	60	55	93	52	69	59	29	20	9	45

Примечание. Семейства и роды в таблице расположены по системе Poelt (1973), а виды — в алфавитном порядке.

* Виды, новые для лихенофлоры Азии.

** Виды, новые для Сибири.

дов (21 %), кустистые — 32 вида (14 %) и один вид *Hypocenomyce scalaris* имеет жизненную форму чешуйчатого слоевища. Преобладающая роль накипных лишайников отмечена для всех древесных пород, причем если на молодых по возрасту гладкокорых деревьях растут преимущественно виды, имеющие гипофлеодное слоевище (*Graphis scripta*, *Phaeographis dendritica*, виды родов *Arthonia*, *Leptorhaphis*, *Microthelia*, *Arthopyrenia*), то с возрастом и изменениями коры ключевые позиции переходят к эпифлеодным видам родов *Lecanora*, *Buellia*, *Rinodina*, *Biatora*, *Catillaria*, *Bacidia*.

Меньшим видовым разнообразием отличаются лишайники с жизненной формой листоватого слоевища (включая чешуйчатый тип), хотя роль их в стволовых синузиях довольно велика, а виды *Hypogymnia physodes*, *Parmelia sulcata*, *Melanelia olivacea*, образующие общий фон лишайниковых группировок, распространены почти на всех древесных породах по всему стволу и ветвям.

Кустистые лишайники наименее разнообразны в черневых лесах. Они приурочены в основном к прикомлевым экотопам и к кронам деревьев. Виды рода *Cladonia* селятся в основании и нижней части стволов, виды родов *Usnea*, *Evernia*, *Bryoria* обычны на ветвях деревьев.

Как видно из табл. 1, эпифитные лишайники выявлены на 10 древесных породах и кустарниках, 45 видов найдено на древесине и пнях, кроме того, один вид *Arthonia exilis* собран на волчьем лыке, что не отражено в таблице.

Наибольшим видовым разнообразием лишайников характеризуются рябина (93 вида) и пихта (86 видов). Вслед за рябиной и пихтой по видовому богатству идут ива козья — 69 видов, осина — 60, черемуха — 59, береза — 53 и карагана древовидная — 52 вида. Такие высокие показатели по лишайникам-эпифитам для древесных пород с разными свойствами и характером поверхности коры прежде всего, конечно, можно объяснить благоприятными условиями влажности.

Анализ приуроченности видов к определенным древесным породам показал, что специфичный видовой состав имеет осина. Причем отличия прослеживаются начиная с молодого возраста осин, когда на них поселяются гипофлеодные *Leptorhaphis atomaria*, *L. lucida*, *Mycomicrothelia atomaria*, виды родов *Porina*, *Strigula*, эпифлеодные *Lecanora populicola*, виды родов *Caloplaca*, *Candelariella*. Старовозрастные деревья характеризуют комплексы видов из родов *Physcia*, *Physconia*.

Совершенно нехарактерны коре пихты лишайники родов *Caloplaca*, *Physcia*, *Phaeophyscia*, *Physconia*, распространенные кроме осины на мелколиственных: иве, рябине, карагане, черемухе.

Почти всем древесным породам и всем типам местообитаний на дереве, начиная с нижней части ствола и кончая ветвями кроны, свойственны накипные *Buellia disciformis*, *Biatora symmicta*, *Lecidella euphorea*, *Pertusaria alpina*, *Rinodina pyrina*.

На молодых стволах и ветвях черемухи отмечен постоянный комплекс видов из *Arthonia exilis*, *Arthopyrenia rhyponta* и *Calicium adaequatum*, более в таком сочетании нигде не встречающийся.

Очень мало — всего 9 видов — найдено на смородине, но три из них (*Arthonia dispersa*, *A. dispuncta*, *Pyrenula nitidella*) оказались новыми для лихенофлоры Азии, причем, если *P. nitidella* встречена всего один раз, комплекс артоний, включающий кроме выше указанных *Arthonia exilis*, постоянен для смородины.

Большое видовое разнообразие и высокая встречаемость *Arthonia* отмечены на рябине и карагане. На этих же породах найден *Arthothelium ruanum* — новый для Сибири вид.

Интересной оказалась эпифитная лихенофлора караганы древовидной. Кроме большого разнообразия видов рода *Arthonia*, среди которых *Arthonia incarnata* встречена только на ней и приводится впервые для Азии, лишь на карагане найдены *Anisomeridium biforme*, *Arthopyrenia grisea*.

Своеобразна и богата флора лишайников ивы козьей. Из 69 видов только на этой древесной породе обнаружены *Pachyphiale fagicola*, *Arthonia tenellula*, *Blastenia obscurella*. На иве растут редкие для района исследования *Strigula stigmatella*, *Microglaena modesta*, встреченные еще лишь на осине.

Небольшими вкраплениями на стволах рябины, караганы, ивы растет *Rinodina polyspora* — новый для Азии вид, хотя и нередкий в районе исследования.

Обращает на себя внимание более или менее равномерное распределение видов лишайников по стволу дерева. К прикомлевой части деревьев кроме *Hypogymnia physodes*, *Parmelia sulcata* приурочены *Cetraria pinastri*, виды родов *Parmeliopsis*, *Nephroma*, иногда *Cladonia*, *Peltigera*, *Xanthoria*. Стволовые комплексы видов несколько отличаются от прикомлевых и, несмотря на наличие многих общих постоянных видов как из накипных, так и из листоватых, распространенных повсеместно и выше уже отмеченных, они различны для каждой древесной породы.

Эпиксильную группу видов в крупнотравном пихтово-осиновом лесу составляют в основном представители семейств *Mycocaliciaceae*, *Caliciaceae*, *Peltigeraceae*, *Lecideaceae*, *Parmeliaceae*, *Cladoniaceae*, распространенные на древесине пихты и мелколиственных пород — березы, ивы, осины.

Большой интерес для черневых лесов Салаира представляло проведение географического анализа эпифитной лихенофлоры, так как лишайники, по мнению многих исследователей, гораздо лучше, чем цветковые растения, сохраняют свою первоначальную связь с растительно-климатическими зонами.

В основу географического анализа положен принцип зональности, разработанный А. Н. Окснером (1946) и используемый в работах М. Ф. Макаревич (1963), Н. С. Голубковой (1965, 1983), Х. Х. Трасса (1970), Ш. О. Бархалова (1975), Н. В. Седельниковой (1977а, 1985) и многих других.

Все лишайники эпифитной лихенофлоры черневых лесов Салаира распределены между четырьмя поясно-зональными группами. На основе широтно-регионального распространения лишайников выделены 8 типов ареалов: азиатский, евразиатский, евразо-американский, голарктический, плюрирегиональный, голарктико-нотарктический, кавказско-азиатский, монгольско-сибирский (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Распределение эпифитных лишайников по геоэлементам и типам ареалов

Географический элемент	Тип ареала, число видов								Общее число
	азиатский	евразиатский	евразо-американский	голарктический	плюрирегиональный	голарктико-нотарктический	кавказско-азиатский	монгольско-сибирский	
Неморальный	—	19	10	20	26	1	1	—	77
Бореальный	2	11	17	14	36	8	—	1	89
Монтанный	—	16	5	10	18	1	—	1	51
Гипоарктомонтанный	—	—	1	3	—	1	—	—	5
Всего	2	46	33	47	80	11	1	2	222

В географическом спектре эпифитной лихенофлоры черневых лесов Салаира преобладают бореальные лишайники (89 видов, около 40 %), второе место (77 видов, около 35 %) принадлежит неморальным видам (табл. 2). Таким образом, эпифитную лихенофлору черневых лесов Салаира можно охарактеризовать как неморально-бореальную. Преобладание бореальных лишайников закономерно, так как Салаир лежит в бореальной зоне хвойных лесов Голарктики.

В состав неморального элемента входят представители 20 семейств, господствующее положение среди которых принадлежит плагиотропным накипным лишайникам (около 77 %), около 19 % видов относится к листоватым жизненным формам, лишь 3 вида (около 4 %) составляют ортотропные кустистые жизненные формы.

Наибольшее число неморальных лишайников насчитывают семейства *Lecanoraceae*, *Physciaceae* (по 11 видов каждое), *Arthoniaceae*, *Lecideaceae* (по 8 каждое), *Pleosporaceae* (6) и *Opegraphaceae* (5 видов).

К неморальным лишайникам относятся виды, требующие для своего развития условий с повышенной влажностью воздуха. Черневые леса с характерной для них высокой влажностью воздуха, отсутствием горных оледенений вполне соответствовали для сохранения и расселения таких растений.

Ареалы большинства неморальных лишайников дизъюнктивны в Голарктике. Генетические связи видов неморального элемента очень сложные и разносторонние. Мы считаем, что в своей значительной части неморальные лишайники Салаира имеют тургайское происхождение. Хорошей иллюстрацией этому служат представители сем. *Pleosporaceae*, современное распространение которых приурочено в основном к нижнегорным лиственным лесам юга и юго-востока Европы, Кавказа, Северной Африки, иногда к восточным районам Северной Америки. На территории Азии они встречаются изолированно, в основном во влажных темнохвойных лесах на коре мелколиственных деревьев.

Наибольшее видовое разнообразие характеризуемого семейства отмечено в зоне лиственных лесов Голарктики, т. е. в районе консервации тургайской флоры. Например, из 85 видов рода *Arthopyrenia* около 70 характерно лишь для умеренных широт северного полушария; из 30 видов рода *Leptorhaphis* около 25 растет в умеренной Голарктике, причем представители этого рода почти полностью отсутствуют в тропиках.

Примерами тургайского происхождения могут служить некоторые неморальные виды пертузарий (*Pertusaria globulifera*, *P. albescens*, *P. constricta*), азиатские местонахождения которых приурочены лишь к черневым лесам Алтае-Саянской горной области.

К этой же группе реликтов мы относим салаирские неморальные лишайники из родов *Anisomeridium*, *Pachyphiale*, *Ramalina*, *Physconia*, *Physcia*, имеющие дизъюнктивные ареалы, связанные в основном с рефугиумами мезофильной широколиственной флоры.

Значительную роль в неморальной лихенофлоре Салаира играют виды тропического генезиса, приуроченные к влажным местообитаниям темнохвойных лесов. Примерами тропогенных неморальных лишайников с измененными морфоструктурой и экологическими чертами, приспособленных к условиям умеренного климата, являются представители родов *Arthonia*, *Arthothelium*, *Graphis*, *Phaeographis*, *Opegrapha*, вычленение которых из лесов тропического типа в тургайские произошло, видимо, в раннем плиоцене. О тропической сущности видов данной группы говорит тот факт, что подавляющее большинство представителей указанных родов связано в своем расселении с тропиками и субтропиками. Как и для реликтов тургайского происхождения, для этой группы видов характерны дизъюнктивные ареалы и изолированные местонахождения на территории Сибири.

Не вызывает сомнений тропический генезис *Porina aenea* и *Pyrenula nitidella*, современные ареалы которых представляют остатки когда-то обширных ареалов; основными областями видообразования родов *Porina* и *Pyrenula* являются тропики и субтропики, к которым привязано преобладающее количество видов.

Тропическое происхождение родов *Bacidia* и *Lecanora* подчеркивали в своих работах Окснер (1946) и Макаревич (1963), объясняя смену географических и экологических черт данных родов влиянием приспособления к новым условиям внешней среды, главным образом к ухудшению теплового режима. Значительный процент салаирских эпифитных неморальных бацидий и леканор, потомков поглощенных тургайской флорой тропических лишайников, также служит достаточно убедительным подтверждением своеобразия черневых лесов Южной Сибири, доказательством их сложной истории.

Таким образом, анализ эпифитной неморальной лихенофлоры Салаира дает богатый фактический материал, подтверждающий ранее высказанные точки зрения исследователей (Крылов, 1891; Ревердатто, 1925; Шишкин, 1938; Водопьянова, 1970; Седельникова, 1977б), что черневые леса Южной Сибири представляют собой как бы крайние границы широколиственных лесов Европы и являются рефугиумами неморальной флоры, сохранившейся с плиоцена.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агроклиматические ресурсы Новосибирской области. Л.: Гидрометеоиздат, 1971. 155 с.— *Бархалов Ш. О.* Лихенофлора Талыша. Баку: Элм, 1975. 152 с. — *Бязров Л. Г.* Роль эпифитных лишайников в лесных биогеоценозах // Биологические исследования в широколиственно-еловых лесах. М.: Наука, 1971. С. 225—251. — *Вдовин В. В.*, *Малолетко А. М.* Салаирский кряж // Алтае-Саянская горная область. М.: Наука, 1969. С. 121—157. — *Водопьянова Н. В.* Лишайники липового острова на Кузнецком Алатау // Изв. Сиб. отд-ния АН СССР. Сер. биол.-мед. наук. 1970. № 5. С. 56—58. — *Голубкова Н. С.* Географический анализ лихенофлоры верхневолжского флористического района // Нов. сист. низш. раст. 1965. Т. 2. С. 179—193. — *Голубкова Н. С.* Анализ флоры лишайников Монголии. Л.: Наука, 1983. 248 с. — *Крылов П. Н.* Липа на предгорьях Кузнецкого Алатау // Изв. Том. ун-та. 1891. Вып. 1. 3—40. — *Макаревич М. Ф.* Аналіз ліхенофлори Українських Карпат. Київ: Вид-во АН УРСР, 1963. 263 с. — *Макрый Т. В.* Эпифитные лишайники Байкальского хребта // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 11. С. 1441—1451. — *Малолетко А. М.* Палеогеография Предалтайской части Зап. Сибири в мезозое и кайнозое. Томск: Изд-во ТГУ, 1972. 227 с. — *Окснер А. Н.* Неморальный элемент в лихенофлоре Советской Арктики // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1946. Вып. 2. С. 475—490. — *Поляков П. П.* Ботанико-географические очерки Кузнецкой котловины, Салаира и Западной Предсалаирской полосы // Материалы Кузнецко-Барнаульской почвенной экспедиции 1931 г. Л.: Изд-во АН СССР, 1934. Ч. 1, вып. 13. 63 с. — *Рассадина К. А.* О лишайниках б. Петергофского уезда Ленинградской губернии // Тр. Ботан. музея АН СССР. 1930. Вып. 22. С. 223—270. — *Ревердатто Л. Ф.* К вопросу о судьбе липового острова в Кузнецком Алатау //Изв. Том. ун-та. 1925. Т. 75. С. 277—282. — *Седельникова Н. В.* Флора лишайников Горной Шории // Природные комплексы низших растений Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1977а. С. 194—208. — *Седельникова Н. В.* Реликты в лихенофлоре Горной Шории (Кузнецкое нагорье) // Бот. журн. 1977б. Т. 62, № 3. С. 363—370. — *Седельникова Н. В.* Лихенофлора нагорья Сангилен. Новосибирск: Наука, 1985. 180 с. — *Трасс Х. Х.* Элементы и развитие лихенофлоры Эстонии // Труды по ботанике. Тарту, 1970. Вып. 9. С. 5—225. — *Шишкин Б. К.* Выступление по докладу М. М. Ильина: Тез. совещ. по истории флоры и раст. СССР // Сов. ботан. 1938. № 2. С. 56. — *Poelt J. Classification* // The Lichens. New York; London, 1973. P. 599—632.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 2 XI 1987.

SUMMARY

It is the first presentation of the specific composition of epiphitic lichens in Salair. It includes 222 species, 66 genera and 28 families. The significant species diversity is demonstrated. It concerns both the dominant tree species and the trees of the second and third strata. The species diversity is apparently related to the favourable ecological conditions of moist coniferous forests. The large number of nemoral species (some of which could remain in these forests from Pliocene) is also emphasized.

УДК 581.9 : 581.55 (521.121)

О. В. Ребристая, В. М. Шмидт

О КОНСТАНТАХ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАЗНООБРАЗИЯ И УДЕЛЬНОГО УРОВНЯ ВИДОВОГО БОГАТСТВА ФЛОР (НА ПРИМЕРЕ КОНКРЕТНЫХ ФЛОР ЯМАЛА)

O. V. REBRISTAYA, V. M. SHMIDT.

ON THE CONSTANTS OF SPATIAL DIVERSITY AND OF SPECIFIC LEVEL OF SPECIES RICHNESS IN FLORAS (AS EXAMPLIFIED BY CONCRETE FLORAS OF YAMAL)

На примере изучения 7 конкретных флор Ямала показано, что значения констант z и b, вычисляемых по уравнениям Аррениуса и Глизона, зависят от размеров сравниваемых площадей, обладают слабой зональной изменчивостью и не могут считаться надежными показателями пространственного разнообразия флор, ибо существенно меняются даже внутри одной конкретной флоры. Удельный уровень видового богатства отражает ландшафтные и зональные особенности флор, тогда как соотношение удельного уровня видового богатства и констант пространственного разнообразия флор (т. е. a/z и a/b) не является постоянной величиной и зависит от указанных выше факторов.

В сравнительной флористике продолжаются поиски наиболее эффективных способов сравнения количественных показателей флор с помощью математических методов исследования. Попытки сравнения неравноценных по своей площади флор наталкиваются на серьезные методические трудности. Очевидная, на первый взгляд, формула «чем больше площадь, тем больше видов» далеко не однозначно отражает эту зависимость, в разных природных условиях и для учетных площадей различного размера эта зависимость имеет разный характер и различную степень выраженности — от высокой до статистически недостоверной (Шмидт, 1980, 1984).

С математической точки зрения, необходимым и достаточным условием сопоставимости флор является равенство их площадей. Это требование в более мягкой форме впервые было выдвинуто еще Альфонсом Декандолем, указавшим на абсурдность сравнения видового богатства областей, которые «не являлись бы заметно одинаковыми по своей площади» (De Candolle, 1855: 1270). Такой же точки зрения придерживались и другие ученые (Palmgren, 1925; Turill, 1929; Гроссгейм, 1936, и др.). А. И. Толмачев (1941, 1970) говорил о необходимости соблюдать приблизительное (разрядка Толмачева) равенство площадей сравниваемых территорий как о важном, но не единственном условии сопоставимости флор. Другие исследователи (Cailleux, 1953; Monod, 1955; Бешел, 1969; Малышев, 1969; Юрцев, 1975, и др.) продолжают считать стандартизацию размеров пробных площадей (например, 100, 1000, 10 000 или даже 100 000 км^2) важным условием сопоставимости данных о видовой насыщенности территорий сопоставляемых флор («плотности флоры», по Малышеву). В случае неравенства площадей изученных флор Малышев предлагает приводить данные о числе видов к стандартной площади путем перерасчета (исходя из уравнения Аррениуса).

С биологической точки зрения, стандартизация сравниваемых площадей сама по себе не решает проблемы сопоставимости флор. Разрабатывая этот вопрос, Толмачев (1941 : 9) отметил, что «соблюдение тождества площади не является еще гарантией полной (разрядка Толмачева) сравнимости флор разных территорий». Необходима еще уверенность в их ботанико-географической сопоставимости. Но ее может не быть, если сравнивать одинаковые эталонные участки (например, по 100 км^2) в разных природных зонах, например, в тундре и тайге.

Современный уровень развития сравнительной флористики требует обеспечения двойного условия сравнимости флор, а именно их биолого-статистической сопоставимости (Шмидт, 1980, 1984). Этому условию наилучшим образом отвечают конкретные (или элементарные) флоры, представление о которых и сам метод конкретных флор были разработаны Толмачевым (1931, 1941, 1970, 1974), а в дальнейшем развивались и практически применялись отечественными флористами столь широко, что здесь нет необходимости перечислять выполненные ими многочисленные исследования. Достаточно упомянуть, что памяти А. И. Толмачева были посвящены представительные совещания по сравнительной флористике (г. Неринга, 1983; г. Кунгур, 1988), материалы первого опубликованы в виде книги «Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики» (1987).

Зато представляется нужным подчеркнуть другое: накопление флористических материалов происходит далеко не только посредством изучения конкретных флор. В самом деле, познание флоры любой территории, выделенной по любому (физико-географическому, историческому, административному и т. д.) принципу имеет самостоятельное научное и практическое значение. Получаемые при этом количественные показатели относятся к флорам разного объема и ботанико-географического статуса, занимающим разные площади. Эти показатели необходимы для характеристики каждой отдельно взятой флоры, но их прямое сопоставление (особенно при значительной разнице в площадях сравниваемых флор) оказывается невозможным или недостаточно корректным.

Именно поэтому ботаники уже довольно давно ищут способы, позволяющие устранить влияние разницы площадей на число видов во флорах за счет математических операций над исходными данными. Одним из таких способов является простой пересчет числа таксонов (например, видов) во флорах на единицу площади. С математической точки зрения, такой подход к делу возражений не вызывает. Однако опасности, подстерегающие исследователя на этом пути, были хорошо подмечены Толмачевым (1941), указавшим на ошибку, допущенную А. А. Гроссгеймом (1936) при характеристике флористических районов Кавказа. Суть ошибки заключалась в недооценке того факта, что получаемый коэффициент (число видов на единицу площади) есть усредненная величина, которая характеризует уровень видового богатства некоторой территории в целом, но может сильно отличаться от коэффициентов, рассчитанных для отдельных частей этой территории.

Более эффективный способ получения сопоставимых данных продемонстрировали в своих работах Р. Бешел (1969) и Л. И. Малышев (1969). Учитывая, что число видов во флорах зависит не только от площади, но и от ряда других (климатических, физико-географических, исторических) факторов, они попытались учесть их, обратившись к трудоемким методам множественной регрессии, требующим расчетов на ЭВМ. Малочисленность попыток такого рода не позволяет в настоящее время с достаточной полнотой проанализировать получаемые этим способом результаты и дать ему обоснованную оценку.

Перейдем теперь к рассмотрению основного вопроса данной статьи, отраженного в ее названии.

Прежде всего следует отметить, что геоботаники (в связи с разработкой ими проблемы площади выявления фитоценоза) раньше флористов заинтересовались возможностями математического описания зависимости числа видов от площади. Первая формула для этой цели была предложена О. Аррениусом (Arrhenius, 1920, и др.):

$$\frac{x}{x_1}=\left(\frac{y}{y_1}\right)^n, \tag{1}$$

где y и y_1 — число видов на площадях x и x_1; n — константа, различная для разных растительных группировок.

Если принять, что y_1 — число видов на единице площади x_1, равное a, то формула (1) приобретает вид экспоненциальной функции

$$y=ax^z, \tag{2}$$

где y — искомое число видов на данной площади, z — константа разнообразия растительного сообщества ($z=1/n$; $0<z<1$).

Чуть позже Аррениуса другую формулу предложил Х. Глизон (Gleason, 1922, и др.):

$$\frac{\log B-\log A}{\log C-\log A}=\frac{b-a}{c-a}, \tag{3}$$

где А — площадь одного квадрата (пробной площадки); В — площадь всех квадратов; С — общий размер площади исследования; а — среднее число видов в одном квадрате; b — общее число видов во всех квадратах; с — общее число видов на всей исследованной площади.

В последующие годы многими авторами предлагались и другие формулы, однако для наших целей достаточно сконцентрировать внимание на указанных выше уравнениях Аррениуса и Глизона, которые, как считает Малышев (1972, 1975, 1976), вполне могут быть использованы в сравнительной флористике. После некоторых преобразований, связанных с их линеаризацией, эти уравнения (2 и 3) можно представить в удобной для сопоставления форме:

$$\text{уравнение Аррениуса: } \log y=\log a+z\log x, \tag{4}$$

$$\text{уравнение Глизона: } y=a+b\log x, \tag{5}$$

где y — число видов на площади размером x; a — число видов, свойственных единице площади; z и b — константы, отражающие флористическое разнообразие участка.

При некотором внешнем сходстве в уравнения (4) и (5) заложен существенно различный в биологическом отношении смысл: по формуле Аррениуса при бесконечном наращивании площади число видов также будет увеличиваться до бесконечности, тогда как по уравнению Глизона число видов по мере увеличения площади асимптотически затухает, стремясь к некоторому пределу. Число видов фитоценоза или флоры не бесконечно, и в этом смысле формула Аррениуса менее правильна. Однако уравнение Глизона также не свободно от недостатка: легко видеть, что по нему при нулевой площади ($x=0$) число видов не равно нулю ($y=a$).

Как видно из приведенных выше уравнений, число видов растений (y) зависит от переменной величины x (т. е. от площади) и от двух констант: a (которую можно называть удельным уровнем видового богатства) и z или b (которые характеризуют пространственное разнообразие флор). Биологический смысл констант z и b состоит в том, что они измеряют прирост числа видов при увеличении участка на единицу логарифма площади (Малышев, 1975). Для их вычисления необходимо знать число видов, присущее району в целом (y_2 на площади x_2), и число видов, свойственное типичной, наиболее характерной части этого района (y_1 на площади x_1):

$$z = \frac{\log y_2 - \log y_1}{\log x_2 - \log x_1}, \qquad (6)$$

$$b = \frac{y_2 - y_1}{\log x_2 - \log x_1}. \qquad (7)$$

Таким же образом можно вычислять константы z и b для флор двух разновеликих территорий (площадью x_1 и x_2), что и было показано Малышевым (1975). Например, полученные им значения z — константы для 404 материковых флор, их частей и крупных островов варьируют от 0.038 до 0.24, причем пространственное разнообразие флоры в направлении с севера на юг возрастает, что вполне согласуется с имеющимися на этот счет представлениями.

Надо заметить, что использование констант z и b из уравнений Аррениуса и Глизона основано на двух допущениях — наличии флористического континуума и случайного распределения видов. В действительности, как уже отмечалось ранее (Шмидт, 1980), флоре свойственны не только черты непрерывности, но и черты дискретности, причем соотношение между ними может быть разным в зависимости от исторических условий флорогенеза на той или другой территории. Дискретными можно считать не только островные, высокогорные и прочие изолированные флоры, но и любые выделенные в природе флористические подразделения (их попросту нельзя было бы выделить, если бы во флоре отсутствовали черты дискретности). В этих условиях константы пространственного разнообразия флоры, вычисленные отдельно для крупной территории и для ее более мелких частей, вряд ли могут совпадать. Сам Малышев (1975) приводит тому наглядный пример: для южной части Красноярского края вычисленная им величина z=0.12, но для флористических районов этой территории z=0.27, тогда как внутри районов z=0.07. Что же касается случайного распределения видов во флоре, то оно, во-первых, никем не доказано, во-вторых, его можно считать случайным лишь в той мере и в том смысле, насколько «случайными» были в данной местности исторические условия флорогенеза и насколько «случайно» распределены в ее пределах современные типы местообитаний.

Константы пространственного разнообразия флоры z и b помимо своего собственного значения в качестве определенных характеристик флоры играют также роль подсобных величин, с помощью которых по уравнениям (4) и (5) легко можно вычислить удельный уровень видового богатства (a). В связи с этим представляет несомненный интерес дальнейшее исследование зависимости этих констант от площади и других факторов, которое по мере накопления знаний позволило бы окончательно решить вопрос о возможностях и сфере практического применения названных показателей в сравнительной флористике.

ТАБЛИЦА 1

Возрастание числа зарегистрированных видов при увеличении площади пробы флоры

Подзона	Конкретная флора	Число видов, выявленных на круговой пробной площади (верхняя цифра, км^2) соответствующего радиуса (нижняя цифра, км)					
		0.79 0.5	3.14 1.0	12.57 2.0	28.27 3.0	78.54 5.0	113.1 6.0
Южных гипоарктических тундр	Хутыяха	131	155	173	180	181	181
	Лаптаяха	134	168	180	189	191	—
	Хевесе	146	171	177	182	187	187
Северных гипоарктических тундр	Мантыто	117	131	139	141	144	144
	Матюйяха	116	138	143	146	147	147
Арктических тундр	В. Тамбей	104	111	116	119	120	120
	Хабейяха	87	100	108	113	113	—

При изучении конкретных флор Ямала была проведена методическая работа по изучению прироста числа видов при последовательном наращивании круговой пробной площади с радиусом от 0.5 до 6 км (табл. 1). Обработка этих материалов (Ребристая, 1987) показала, что существуют значительные трудности при математической обработке данных, получаемые при этом результаты нередко противоречивы и не отражают особенностей конкретных флор. В связи с этим возникла необходимость более детально проанализировать различные пути определения пространственного разнообразия и удельного видового богатства.

Данные табл. 1 явились исходными для расчета z и b — констант по приведенным выше уравнениям (6) и (7), причем этот расчет производился в трех вариантах попарного сравнения пробных площадей по следующей схеме (цифры означают радиусы сравниваемых площадей).

Вариант 1 Сравнение «смежных» площадей, из которых бо́льшая включает в себя меньшую	Вариант 2 Сравнение максимальной пробной площади (радиусом 6 км) со всеми остальными	Вариант 3 Сравнение минимальной пробной площади (радиусом 0.5 км) со всеми остальными
0.5—1	6—0.5	0.5—1
1—2	6—1	0.5—2
2—3	6—2	0.5—3
3—5	6—3	0.5—5
5—6	6—5	0.5—6

При такой схеме из 15 возможных пар сочетаний различных пробных площадей из сравнения выпадают 3 пары (радиусами 1—3, 1—5 и 2—5 км), не представляющие для нас особого интереса, а другие 3 пары (радиусами 0.5—1, 0.5—6 и 5—6 км) повторяются в двух вариантах каждая, что только способствует сравнению внутри каждого варианта. Результаты вычисления z- и b-констант по указанным вариантам приведены в табл. 2—4, анализ которых приводит к следующим заключениям.

Значения констант во всех трех вариантах колеблются в весьма заметных для этих показателей пределах. Например, в табл. 2 минимальное значение z=0.005, а максимальное — z=0.164; соответствующие значения другой константы составляют b=2.25 и b=56.73. Велик размах изменчивости констант пространственного разнообразия флоры и в остальных вариантах (табл. 3 и 4). Сравнивая таблицы 2, 3 и 4, легко убедиться в том, что изменчивость констант носит не хаотический, а направленный характер: наибольшие значения констант

ТАБЛИЦА 2

Константы пространственного разнообразия
(z — из уравнения Аррениуса, b — из уравнения Глизона)
конкретных флор Ямала,
вычисленные при сравнении смежных площадей возрастающего радиуса

Конкретная флора	z					b				
	0.5—1.0	1.0—2.0	2.0—3.0	3.0—5.0	5.0—6.0	0.5—1.0	1.0—2.0	2.0—3.0	3.0—5.0	5.0—6.0
Хутыяха	0.122	0.079	0.049	0.005	0	40.05	29.88	19.89	2.25	0
Лаптаяха	0.164	0.050	0.060	0.010	—	56.73	19.92	25.57	4.51	—
Хевесе	0.115	0.025	0.034	0.027	0	41.72	9.96	14.20	11.27	0
Мантыто	0.082	0.043	0.018	0.021	0	23.36	13.28	5.68	6.76	0
Матюйяха	0.126	0.026	0.026	0.007	0	36.71	8.30	8.52	2.25	0
В. Тамбей	0.047	0.032	0.032	0.008	0	11.68	8.30	8.52	2.25	0
Хабейяха	0.101	0.055	0.056	0	—	21.69	13.28	14.20	0	—

ТАБЛИЦА 3

Константы пространственного разнообразия
(z — из уравнения Аррениуса, $\mathfrak{b}$ — из уравнения Глизона)
конкретных флор Ямала,
вычисленные при сравнении площади максимального радиуса с остальными

Конкретная флора	z					$\mathfrak{b}$				
	0.5	1.0	2.0	3.0	5.0	0.5	1.0	2.0	3.0	5.0
Хутыяха	0.065	0.043	0.021	0.004	0	23.19	16.70	8.39	1.66	0
Лаптаяха	0.077	0.040	0.032	0.010	—	28.54	16.45	13.82	4.51	—
Хевесе	0.050	0.025	0.025	0.020	0	19.02	10.28	10.48	8.30	0
Мантыто	0.042	0.026	0.016	0.015	0	12.52	8.35	5.24	4.98	0
Матюйяха	0.048	0.018	0.013	0.005	0	14.38	5.78	4.19	1.66	0
В. Тамбей	0.029	0.022	0.015	0.006	0	7.42	5.78	4.19	1.66	0
Хабейяха	0.057	0.038	0.025	0	—	13.02	9.30	6.28	0	—

Примечание. Для конкретных флор Лаптаяха и Хабейяха расчет выполнен исходя из максимальной площади радиусом 5 км (т. е. 78.54 км^2), для остальных флор — радиусом 6 км (т. е. 113.1 км^2). Это относится и к табл. 4.

z и $\mathfrak{b}$ свойственны наименьшим площадям, а с увеличением обеих (табл. 2) или хотя бы одной из двух площадей (табл. 3 и 4) эти значения (за редкими исключениями) последовательно снижаются, достигая наименьшей величины или нуля по исчерпании видового состава каждой конкретной флоры, т. е. по достижении оптимальной площади последней.

Существует и вторая тенденция: в целом константы пространственного разнообразия флор уменьшаются в направлении с юга на север. В этом убеждает простой расчет их средних значений для конкретных флор, относящихся к разным подзонам тундр. По данным табл. 2, можно подсчитать, что при сравнении площадей радиусом 0.5—1 км среднее значение z-константы для конкретных флор подзоны южных гипоарктических тундр (Хутыяха, Лаптаяха, Хевесе) составляет 0.134, для флор подзоны северных гипоарктических тундр (В. Тамбей, Хабейяха) — всего 0.074. Соответствующие значения $\mathfrak{b}$-константы образует аналогичный по своему смыслу ряд: 46.17—30.04—16.68. Тенденция, характеризующая зональную изменчивость констант пространственного разнообразия флор, нередко нарушается. По данным той же табл. 2 можно, например, убедиться, что при сравнении площадей радиусом 2 и 3 км среднее значение z для двух южнее расположенных флор (Мантыто, Матюйяха) ниже (0.022),

ТАБЛИЦА 4

Константы пространственного разнообразия
(z — из уравнения Аррениуса, $\mathfrak{b}$ — из уравнения Глизона) конкретных флор Ямала,
вычисленные при сравнении площади минимального радиуса (0.5 км) с остальными

Конкретная флора	z					$\mathfrak{b}$				
	1.0	2.0	3.0	5.0	6.0	1.0	2.0	3.0	5.0	6.0
Хутыяха	0.122	0.101	0.089	0.070	0.065	40.05	34.95	31.54	25.03	23.19
Лаптаяха	0.164	0.107	0.096	0.077	—	56.73	38.28	35.40	28.54	—
Хевесе	0.115	0.070	0.062	0.054	0.050	41.72	25.80	23.17	20.53	19.02
Мантыто	0.082	0.062	0.052	0.045	0.042	23.36	18.31	15.45	13.52	12.52
Матюйяха	0.126	0.076	0.064	0.052	0.048	36.71	22.47	19.31	15.52	14.38
В. Тамбей	0.047	0.040	0.038	0.031	0.029	11.68	9.99	9.65	8.01	7.42
Хабейяха	0.101	0.078	0.073	0.057	—	21.69	17.48	16.73	13.02	—

чем у более северных (В. Тамбей, Хабейяха), для которых она составляет 0.044. Аналогичную картину дают здесь и средние значения b-констант: соответственно 7.1 и 11.36. В табл. 2—4 можно найти и другие примеры такого рода отклонений от общей тенденции, но важнее указать на их причины. По-видимому, это связано с различной экотопологической структурой конкретных флор (ландшафтным разнообразием).

До сих пор для расчета z- и b-констант мы пользовались уравнениями (6) и (7), с помощью которых очень удобно производить соответствующие вычисления для пробных площадей различного радиуса. Исходные данные (табл. 1) позволяют, однако, воспользоваться и методом наименьших квадратов с целью получения уравнений регрессии, описывающих зависимость числа видов от площади в пределах каждой конкретной флоры в целом. Техника работы этим методом общеизвестна (например, Зайцев, 1984; Шмидт, 1984, и др.), поэтому укажем лишь, что система нормальных уравнений для расчетов по формуле Аррениуса (4) будет иметь вид

$$\begin{cases} n\log a + z\Sigma\log x = \Sigma\log y \\ \log a\Sigma\log x + z\Sigma(\log x)^2 = \Sigma\log x\cdot\log y, \end{cases} \tag{8}$$

а по формуле Глизона (5)

$$\begin{cases} na + b\Sigma\log x = \Sigma y \\ a\Sigma\log x + b\Sigma(\log x)^2 = \Sigma\log x\cdot y, \end{cases} \tag{9}$$

где x — размеры пробных площадей, y — число видов на соответствующей площади, n — число пробных площадей в пределах конкретной флоры, z, b и a — искомые константы.

Полученные этим методом уравнения сведены в табл. 5. Как видим, значения a-констант в уравнениях Аррениуса и Глизона почти совпадают, а значения z- и b-констант близки к тем, которые были получены ранее по другим уравнениям (6) и (7) при сравнении максимальной пробной площади с наименьшей (ср. с данными табл. 3, столбец 0.5). Так и должно быть, ибо крайними точками линий регрессии служат максимальные и минимальные значения пробных площадей и числа видов на них.

С помощью уравнений Аррениуса и Глизона, подставляя в них значения x (т. е. размеры пробных площадей), можно получить расчетное число видов на каждой такой площади (табл. 6). Результаты практически совпадают, так что отдать предпочтение какому-либо из уравнений невозможно. Расчетные цифры, естественно, несколько отличаются от фактических (ср. с табл. 1): для малых площадей (до 40 км^2) они ниже, для больших (более 80 км^2) выше фактических,

ТАБЛИЦА 5

Полученные методом наименьших квадратов уравнения, описывающие зависимость числа видов от площади в конкретных флорах Ямала

Конкретная флора	Уравнение Аррениуса		Уравнение Глизона
	в линейной форме	в экспоненциальной форме	
Хутыяха	$\log y=2.1463+0.0636\log x$	$y=140.1\ x^{0.0636}$	$y=140.396+23.011\log x$
Лаптаяха	$\log y=2.1605+0.0750\log x$	$y=144.7\ x^{0.0750}$	$y=144.520+28.803\log x$
Хевесе	$\log y=2.1891+0.0456\log x$	$y=154.5\ x^{0.0456}$	$y=154.835+17.551\log x$
Мантыто	$\log y=2.0867+0.0398\log x$	$y=122.1\ x^{0.0398}$	$y=122.190+12.025\log x$
Матюйяха	$\log y=2.0946+0.0422\ \mathrm{lox}\ x$	$y=124.4\ x^{0.0422}$	$y=124.702+12.878\log x$
В. Тамбей	$\log y=2.0270+0.0288\log x$	$y=106.4\ x^{0.0288}$	$y=106.440+7.453\log x$
Хабейяха	$\log y=1.9595+0.0582\log x$	$y=91.1\ x^{0.0582}$	$y=91.192+13.438\log x$

ТАБЛИЦА 6

Число видов на пробных площадях возрастающего радиуса, рассчитанное по уравнениям Аррениуса (А) и Глизона (Г) из таблицы 5

Конкретная флора	0.5		1.0		2.0		3.0		5.0		6.0	
	А	Г	А	Г	А	Г	А	Г	А	Г	А	Г
Хутыяха	138	138	151	152	165	166	173	174	185	184	189	188
Лаптаяха	142	142	158	159	175	176	186	186	201	199	—	—
Хевесе	153	153	163	164	174	174	180	180	187	188	192	191
Мантыто	121	121	128	128	135	135	140	140	145	145	147	147
Матюйяха	123	123	129	131	138	139	143	143	150	149	152	151
В. Тамбей	106	106	110	110	115	115	117	117	121	121	122	122
Хабейяха	90	90	97	98	106	106	111	111	117	117	—	—

Примечание. Цифры здесь и в табл. 7 округлены до целого числа видов.

но в целом эти уравнения удовлетворительно интерполируют эмпирические данные.

Удельный уровень видового богатства (в нашем случае — число видов на площади 1 км^2) отражается в уравнениях а-константами. Эти константы, имея одинаковый биологический смысл, совпадают в рассматриваемых уравнениях и по своим цифровым значениям.

Из уравнений Аррениуса и Глизона следует, что для первого из них $\log a = \log y - z \log x$, а для второго $a = y - b \log x$. Поэтому рассчитать а-константы можно и путем использования z- и b-констант, приведенных в табл. 2—4 для разных вариантов сравнения пробных площадей (практически это означает, что для каждой пары площадей можно получить свое частное уравнение).

ТАБЛИЦА 7

Удельный уровень видового богатства (*а*-константы) конкретных флор Ямала, рассчитанный при сравнении площади минимального радиуса (0.5 км) с остальными (по данным таблицы 4) и для флор в целом (из уравнений таблицы 5)

Конкретная флора	По уравнению Аррениуса					По уравнению Глизона					Для флор в целом
	1.0	2.0	3.0	5.0	6.0	1.0	2.0	3.0	5.0	6.0	
Хутыяха	135	134	134	133	133	135	135	134	134	133	140
Лаптаяха	139	137	137	137	—	140	138	138	137	—	145
Хевесе	150	148	148	148	148	150	149	148	148	148	155
Мантыто	119	119	119	118	118	119	119	119	118	118	122
Матюйяха	120	118	118	117	117	120	118	118	118	118	125
В. Тамбей	105	105	105	105	105	105	105	105	105	105	106
Хабейяха	89	89	89	88	—	89	89	89	88	—	91

Соответствующие расчеты показывают, что наиболее устойчивые показатели удельного уровня видового богатства пробных площадей получаются в том варианте, когда мы оперируем z- и b-константами, взятыми из табл. 4 (т. е. полученными при сравнении минимальной площади с остальными). Значения рассчитанных по этому варианту а-констант приведены в табл. 7, где для сравнения даны также значения этих показателей в общих для конкретных флор уравнениях из табл. 5. Как видим, частные а-константы при сравнении площадей разного размера варьируют незначительно, но заметно отличаются от общих (причем в меньшую сторону), больше соответствуя эмпирическим данным.

ТАБЛИЦА 8

Соотношение между удельным уровнем видового богатства и пространственным разнообразием (a/b) конкретных флор Ямала, рассчитанное при сравнении площади минимального радиуса (0.5 км) с остальными (по данным таблицы 4) и для флор в целом (из уравнений таблицы 5)

Конкретная флора	1.0	2.0	3.0	5.0	6.0	Для флор в целом
Хутыяха	3.4	3.9	4.3	5.3	5.8	6.1
Лаптаяха	2.5	3.6	3.9	4.8	—	5.0
Хевесе	3.6	5.8	6.4	7.2	7.8	8.8
Мантыто	5.1	6.5	7.7	8.8	9.4	10.2
Матюйяха	3.3	5.3	6.1	7.6	8.2	9.7
В. Тамбей	9.0	10.5	10.9	13.1	14.1	14.3
Хабейяха	4.1	5.1	5.3	6.8	—	6.8

Рассчитанные a-константы отражают реально наблюдаемое богатство конкретных флор — их зональность, степень, уровень экотопологического разнообразия.

Малышев (1975: 1548) указывает, что соотношение между удельным уровнем богатства и пространственным разнообразием флоры (т. е. между константой a и константами z или b) «является постоянной, или параметрической, величиной для той или иной конкретной флоры». Однако внутри конкретной флоры — для пробных площадей возрастающего в ее пределах радиуса — никакого постоянства не наблюдается (табл. 8): отношения a/b по мере увеличения пробной площади возрастают в конкретных флорах в 1.6—2.5 раза и сильно отличаются от таковых, рассчитанных по общим уравнениям из табл. 5. Следует также отметить, что указанное отношение в среднем возрастает в направлениис юга на север, хотя во флорах одной и той же подзоны (например, во флорах В. Тамбея и Хабейяха) может сильно отличаться. Широтное изменение отношения a/b происходит, таким образом, в направлении, обратном тому, в котором изменяются константы a и b, взятые в отдельности (напомним, что последние с юга на север уменьшаются). Это означает, что при продвижении к северу падение уровня видового богатства происходит медленнее, чем сокращение пространственного разнообразия флор.

Таким образом, полученные нами результаты свидетельствуют о следующем.

1. Значения констант пространственного разнообразия флор (z и b из уравнений Аррениуса и Глизона) зависят от площадей флор, причем наибольшие значения этих констант наблюдаются на меньших площадях и последовательно снижаются по мере приближения к площади выявления конкретной флоры (ареал-минимуму) в условиях Ямала.

2. Константы пространственного разнообразия флор обнаруживают слабую зональную изменчивость, уменьшаясь в условиях Ямала по мере продвижения с юга на север.

3. Показатели удельного уровня видового богатства пробных площадей, рассчитанные при сравнении минимальной площади с остальными, довольно единообразны и устойчивы внутри каждой конкретной флоры, но заметно отличаются от общего показателя, полученного по уравнениям Аррениуса или Глизона для конкретной флоры в целом, и отражают зональные особенности конкретных флор.

4. Вопреки мнению Малышева (1975), соотношение между удельным уровнем видового богатства и пространственным разнообразием флоры (т. е. a/z или a/b) внутри конкретных флор отнюдь не является постоянной величиной и с увеличением размера пробных площадей возрастает в нашем примере до 2.5 раз. К тому же это отношение обнаруживает тенденцию к зональной измен-

чивости — обратную той, которая отмечена для z- и b-констант: оно возрастает в среднем в направлении с юга на север.

Все изложенное убеждает в том, что к сравнению z-, b- и a-констант различных участков и флор следует подходить весьма осторожно. По всей видимости, эти показатели обладают свойством зональной изменчивости и, кроме того, сопоставимы лишь при условии примерного равенства сравниваемых площадей. Эти условия ограничивают сферу их применения. Во всяком случае данный вопрос требует специальных исследований, и не исключено, что в будущем удастся найти более универсальные показатели для сравнения уровня видового богатства и пространственного разнообразия флор.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бешел Р. Флористические соотношения на островах Неоарктики // Бот. журн. 1969. Т. 54, № 6. С. 872—891. — *Гроссгейм А. А.* Анализ флоры Кавказа // Тр. Ботан. ин-та Азерб. фил. АН СССР. 1936. Т. 1. 242 с. — *Зайцев Г. Н.* Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с. — *Малышев Л. И.* Зависимость флористического богатства от внешних условий и исторических факторов // Бот. журн. 1969. Т. 54, № 8. С. 1137—1147. — *Малышев Л. И.* Площадь выявления флоры в сравнительно-флористических исследованиях // Бот. журн. 1972. Т. 57, № 2. С. 182—197. — *Малышев Л. И.* Количественный анализ флоры: пространственное разнообразие, уровень видового богатства и репрезентативность участков обследования // Бот. журн. 1975. Т. 60, № 11. С. 1537—1550. — *Малышев Л. И.* Количественная характеристика флоры Путорана // Флора Путорана. Новосибирск: Наука, 1976. С. 163—186. — *Ребристая О. В.* Опыт применения метода конкретных флор в западносибирской Арктике (полуостров Ямал) // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л.: Наука, 1987. С. 67—90. — *Теоретические* и методические проблемы сравнительной флористики. Л.: Наука, 1987. 296 с. — *Толмачев А. И.* К методике сравнительно-флористических исследований. 1. Понятие о флоре в сравнительной флористике // Журн. рус. ботан. о-ва. 1931. Т. 16, № 1. С. 111—124. — *Толмачев А. И.* О количественной характеристике флор и флористических областей // Тр. Сев. базы АН СССР. 1941. Вып. 8. 40 с. — *Толмачев А. И.* Богатство флор как объект сравнительного изучения // Вестн. ЛГУ. 1970. № 9. С. 71—83. — *Толмачев А. И.* Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с. — *Шмидт В. М.* Статистические методы в сравнительной флористике. Л.: Изд-во ЛГУ, 1980. 176 с. — *Шмидт В. М.* Математические методы в ботанике. Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. 288 с. — *Юрцев Б. А.* Некоторые тенденции развития метода конкретных флор // Бот. журн. 1975. Т. 60, № 1. С. 69—83. — *Arrhenius O.* Distribution of the species over the area // Medd. fran. K. Vetenskapsakad. Nobelinstitut. 1920. T. 4, H. 1, 7. P. 1—6. — *Cailleux A.* Biogéographie mondiale. Paris, 1953. 128 p. — *De Candolle A.* Géographie botanique raisonnée. Paris et Genève, 1855. 1365 p. — *Gleason H. A.* On the relation between species and area // Ecology. 1922. Vol. 6, N 1. P. 66—74. — *Monod T.* Sur un cas exceptionnel de richesse areale: les sables de Mauritanie orientalis // Rec. Trav. Bot. Géol. Zool. Univ. Montpellier. Sér. bot. 1955. N 7. P. 63—67. — *Palmgren A.* Die Artenzahl als pflanzengeographischer Charakter sowie der Zufall und die sekuläre Landhebung als pflanzengeographische Faktoren // Fennia. 1925. Bd 46, N 2. S. 1—142. — *Turill W. B.* The plant live of the Balkan Peninsula. A phytogeographical study. Oxford, 1929. 490 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 24 I 1989.

SUMMARY

The investigation of 7 concrete floras of Yamal has demonstrated that the values of «z» and «b» constants, which are calculated according to the Arrhenius's and Gleason's equations, are dependent on the dimensions of areas compared. These constants can not be considered as reliable indices of floras spatial diversity, because they vary considerably even within the same concrete flora. The specific level of species richness reflects the landscape and zonal patterns of floras under consideration.

ТОМ 74 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1989, № 11

СООБЩЕНИЯ

УДК 576.312.37 : 582.26/27

Т. В. Седова

КЛАССИФИКАЦИЯ ЯДЕР ВОДОРОСЛЕЙ И ИХ ОСНОВНЫЕ СТРУКТУРНЫЕ ТИПЫ У *CHLOROCOCCUM* (*CHLOROPHYTA*)

T. V. SEDOVA. ALGAL NUCLEI: THEIR CLASSIFICATION AND MAIN STRUCTURAL TYPES IN *CHLOROCOCCUM* (*CHLOROPHYTA*)

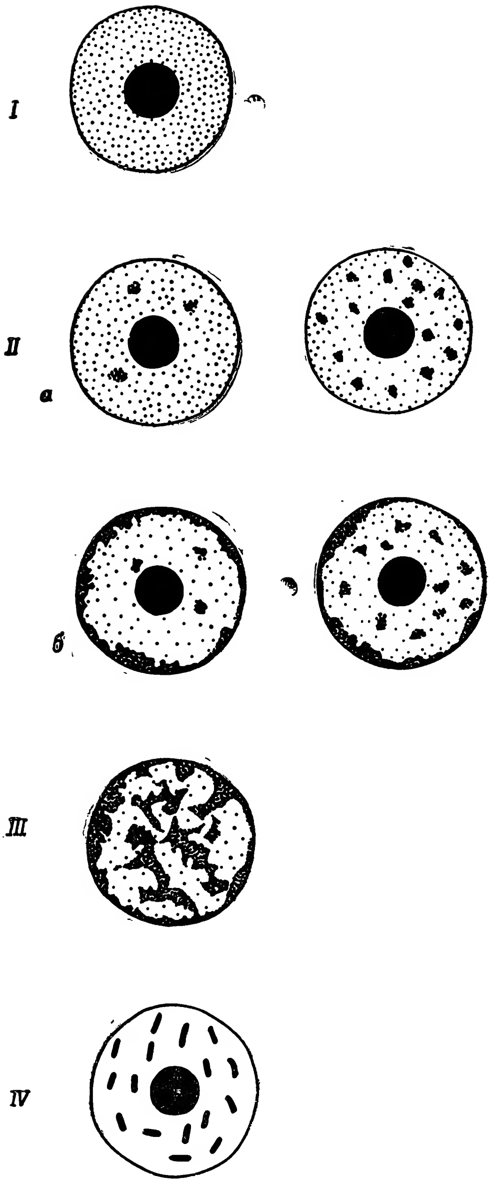
Кариологическое изучение водорослей вскрывает новые особенности этих организмов. Морфологическое разнообразие их неделящихся ядер обусловлено прежде всего состоянием хроматина, а также количеством и характером распределения компактной его формы. На основании этого выделяются 4 типа ядер: ахромоцентрические, хромоцентрические, плотные хроматиновые и хромосомные. В пределах рода *Chlorococcum* обнаружены 3 из них.

До сих пор у водорослей отсутствуют регулярные исследования неделящихся ядер, часто они ограничиваются лишь морфологическим описанием, иногда весьма поверхностным и неполным, что в первую очередь затрудняет проведение сравнительного анализа. Более того, накопление подобного рода материалов без дальнейшего их обобщения и систематизации становится малоперспективным, поскольку затрудняет выявление общих закономерностей организации и конкретных особенностей, свойственных тем или иным таксонам водорослей. Между тем в изучении других групп организмов в этом отношении накоплен богатый опыт (Manton, 1935; Tschermak-Woess, 1963; Tanaka, 1971; Райков, 1978; Nagl, 1985).

Предварительное сопоставление ядер различных групп водорослей показывает, что морфологическое разнообразие обусловлено прежде всего состоянием хроматина, а также количеством и характером распределения сильно конденсированной его формы, хотя без указания размеров и форм ядра и ядрышка, числа, положения и организации последнего, характеристики нуклеоплазмы и т. д. описание, безусловно, будет неполным.

Хроматин обычно представлен или мелкими гранулами, более или менее равномерно диспергированными по всему ядру, отчего последнее выглядит гомогенным, а в зависимости от их концентрации оказывается либо почти прозрачным, либо плотным, интенсивно окрашивающимся; или их скоплениями в виде нитей, образующих нередко структуру типа рыхлой или плотной сеточки, а также глыбок разного размера и плотности. К числу последних относятся и хромоцентры.

Состояние хроматина в интерфазном ядре во многом определяется степенью его конденсации. Среди водорослей встречаются организмы (динофлагеллаты, эвгленовые, некоторые виды кладофор), у которых хромосомы постоянно находятся в спирализованном состоянии, хотя у подавляющего большинства водорослей они деспирализуются, и тогда хроматиновый компонент ядра на протяжении жизненного цикла организма обычно претерпевает характерные изменения (Davis, 1908; Zinnecker, 1935; Neumann, 1969; Hoffman, 1971; Gori, 1979; Cáceres, Robinson, 1981).



Основные структурные типы ядер у водорослей.

I — ядра ахромоцентрического типа; *II* — хромоцентрического типа (*а* — простого; *б* — сложного); *III* — плотного хроматинового типа; *IV* — хромосомного типа.

Учитывая эти особенности, все разнообразие ядер у водорослей можно свести к четырем типам (см. рисунок).

I. Ахромоцентрические ядра характеризуются полной деспирализацией хромосом и равномерным распределением диспергированного хроматина (иногда такие ядра называют бесструктурными, диффузными, большими пузырьковидными).

II. Хромоцентрические ядра характеризуются частичной деспирализацией хромосом и в зависимости от степени завершенности этого процесса в свою очередь подразделяются:

а) простые хромоцентрические, для которых характерно присутствие компактного хроматина в виде глыбок (хромоцентров);

б) сложные хромоцентрические, для которых характерно присутствие наряду с глыбками хроматина периферических скоплений в виде ободка.

III. Плотные хроматиновые ядра (иногда их называют спермальными, так как характерны для ядер спермальных клеток) характеризуются наличием большого количества компактного хроматина, который иногда заполняет почти все их пространство. Часто в таких ядрах отсутствуют ядрышки.

IV. «Хромосомные» ядра характеризуются присутствием хромосом в спирализованном состоянии.

Наибольшие затруднения, особенно при изучении в световом микроскопе, вызывает выявление ахромоцентрических ядер. При просмотре постоянных цитологических препаратов особенности их организации нередко создают впечатление того, что ядрышки лежат непосредственно в цитоплазме.

В дальнейшем исходя из этой классификации предполагается дать развернутую характеристику ядер как одноклеточных, так и многоклеточных водорослей и в первую очередь зеленых (*Chlorophyta*). Именно с этой целью детально были изучены водоросли рода *Chlorococcum* Menegh. (*Chlorococcophyceae*, *Chlorococcales*). Этот объект привлек наше внимание благодаря способности размножаться как подвижными зооспорами, так и неподвижными апланоспорами.

Первые кариологические исследования *Chlorococcum* показали, что вегетативные клетки этих водорослей имеют ядра, диаметр которых не превышает 0.75—1 мкм, с интенсивно окрашивающимся ядрышком. Других деталей из-за очень мелких размеров выявить не удалось (Bristol, 1919; Bold, 1930).

Позднее R. Starr (1955) изображает ядра *Ch. echinozygotum* и *Ch. hypnosporum* не только с ядрышком, но и с нежной хроматиновой сеточкой.

В исследованном нами штамме *Chlorococcum* (№ 557) сферические ядра не превышают в диаметре 1 мкм, имеют четкие контуры и оптически пустую нуклеоплазму (Седова, 1980).

Последующее электронно-микроскопическое изучение ядер 22 видов (по типовым штаммам) значительно расширило представление об их организации. В частности, установлено, что содержимое ядра на протяжении жизненного цикла претерпевает характерные циклические преобразования. Они касаются прежде всего степени конденсации хроматина.

Материал и методика исследования детально описаны в статье И. А. Константиновой (1986), которая посвящена описанию особенностей ультраструктурной клеточной организации этих же самых видов.

Обычно ядра сестринских клеток (имеются в виду не вышедшие за пределы материнских клеток зоо- и апланоспоры) содержат крупные, но сравнительно рыхлые скопления хроматина (табл. I, *1—5*), причем в зооспорах эта тенденция выражена значительно четче (табл. I, *3—5*), чем в апланоспорах (табл. I, *1*, *2*), где хроматин оказывается более компактным, как и на ранних этапах развития тех и других, по сравнению с более поздними (табл. I, *1* и *2*; *3* и *5*).

По сравнению с молодыми вегетативными клетками (табл. I, *6*, *7*) в более взрослых (табл. I, *8*, *9*) размеры и количество хроматиновых скоплений постепенно уменьшается, в конце концов последние совсем исчезают, что приводит к появлению гомогенных по виду ядер с мелко диспергированным, более или менее равномерно рассеянным хроматином (табл. I, *10*, *11*). Такая закономерность наиболее полно была прослежена у *Ch. hypnosporum* и характерна практически для всех исследованных видов.

Пока остается открытым вопрос о значении циклических преобразований хроматина в ядре, как и феномен появления гомогенных ядер: либо это неизбежный этап перед вступлением в митоз, либо, наоборот, связан с его блокированием и переходом в продолжительную гетеросинтетическую интерфазу, но не исключено, что является показателем наступления необратимых процессов, поскольку особенно часто встречается в старых культурах. Если у части клеток по каким-то причинам ядро выходит из деления, то становится понятным быстрое нарушение синхронности культур одноклеточных водорослей или, во всяком случае, объясняет, почему культура длительное время не может находиться в синхронном состоянии, хотя тонкий механизм этого явления остается не до конца ясным.

Состояние хроматина в ядрах молодых вегетативных клеток оказывается наиболее видоспецифичным, и для описания в качестве типичной картины следует выбирать именно такие. Их своеобразие у хлорококка обусловлено как количеством конденсированного хроматина, так и характером его распределения, т. е. они представляют собой ядра хроматического типа. В свою очередь у *Ch. macrostigmatum*, *Ch. novae angliae*, *Ch. aureum*, *Ch. perforatum*, *Ch. vacuolatum* они достаточно четко подразделяются на сложные хроматические ядра с хроматиновым ободком вдоль оболочки и отдельными глыбками, но последних оказывается гораздо больше (10—15 на срез), чем обычно видно в световом микроскопе (табл. II, *1*, *2*). Ободок может быть сплошным или почти сплошным (*2—4*), разорванным (*5*), иногда настолько сильно, что едва угадывается (*6*); сравнительно широким или, наоборот, очень узким. Характер ободка сильно колеблется у различных индивидов одного вида и, по-видимому, находится в прямой зависимости от их функционального состояния.

Наряду с этим встречаются ядра с периферическим ободком и единичными хроматиновыми глыбками (табл. II, *3*, *4*), что характерно для подавляющего большинства изученных видов (*Ch. lacustre*, *Ch. oleofaciens*, *Ch. pulchrum*, *Ch. pinguideum*, *Ch. rugosum*, *Ch. elkhartiense*, *Ch. minutum*, *Ch. infusionum*, *Ch. gelatinosum*, *Ch. ellipsoideum*, *Ch. citriforme*, *Ch. sphacosum*, *Ch. acidum*, *Ch. isabeliense*, *Ch. texanum*).

Наконец, обнаружены ядра, которые лишены ободка, но имеют многочисленные (более 30 на срез) хроматиновые глыбки (табл. I, *7*, *8*), как у *Ch. echinozygotum* и *Ch. hypnosporum*. В отличие от сложных хромоцентрических они названы простыми.

Изучение ядер различных видов *Chlorococcum*, а внутри каждого — клеток разного возраста позволило не только выявить разные типы ядер (ахромоцентрические, простые и сложные хромоцентрические и близкие к плотным хроматиновым), но и связать их с определенным функциональным состоянием организма. Последнее обстоятельство до сих пор при описании ядер практически не учитывалось, чем, на наш взгляд, и объясняются иногда слишком большие расхождения в их описании у одного и того же вида организмов.

Ядра плотного хроматинового (табл. I, *4*; табл. II, *1*) и ахромоцентрического типов (табл. I, *10*, *11*) у всех организмов характеризуются поразительным сходством, а хромоцентрического — имеют видовую специфику. Вместе с тем все они тесно связаны друг с другом последовательным рядом переходных состояний.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Константинова И. А. Ультраструктура некоторых видов рода *Chlorococcum* (*Chlorococcaceae*) // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 11. С. 1451—1456. — *Райков И. Б.* Ядро простейших. Морфология и эволюция. Л.: Наука, 1978. 427 с. — *Седова Т. В.* Сравнительно-цитологическое изучение одноклеточных зеленых водорослей. III. Некоторые особенности митоза у *Chlorococcum* // Бот. журн. 1980. Т. 65, № 1. С. 60—65. — *Bold H.* Life history and cell structure of *Chlorococcum infusionum* // Bull. Torrey Bot. Club. 1930. Vol. 57, N 9. P. 577—604. — *Bristol B. M.* On a Malay form of *Chlorococcum humicola* (Naeg.) Rabenh. // Journ. Linn. Soc. Bot. 1919. Vol. 44, N 299. P. 473—482. — *Cáceres E. J., Robinson D. G.* Ultrastructural studies on *Sphaeroplea annulina* (*Chlorophyceae*). II. Spermatogenesis and male gamete structure // J. Phycol. 1981. Vol. 17, N 2. P. 173—180. — *Davis B. M.* Spore formation in *Derbesia* // Ann. Bot. 1908. Vol. 22, N 85. P. 1—20. — *Gori P.* The ultrastructure of the female gamete in *Halimeda tuna* (*Chlorophyceae*) // Caryologia. 1979. Vol. 32, N 4. P. 463—465. — *Hoffman L. R.* Observations on the fine structure of *Oedogonium*. VII. The oogonium prior to fertilization // Contributions in Phycology. Kansas: Allen Press, 1971. P. 93—106. — *Manton I.* Some new evidence on the physical nature of plant nuclei from intra-specific polyploids // Proc. Roy. Soc. London, 1935. Ser. B. Vol. 118, N 811. P. 522—547. — *Nagl W.* Chromatin organization and control of gene activity // Int. Rev. Cytol. 1985. Vol. 94. P. 21—56. — *Neumann K.* Beitrag zur Cytologie und Entwicklung der siphonalen Grünalge *Derbesia marina* // Helgoländer Wiss. Meeresunters. 1969. Bd 19, N 3. S. 355—375. — *Starr R.* A comparative study of *Chlorococcum* Meneghini and other sphaerical, zoospore-producing genera of the *Chlorococcales* // Indiana Univ. Publ. 1955. Sci. ser. № 20. P. 1—111. — *Tanaka R.* Types of resting nuclei in *Orchidaceae* // Bot. Mag. Tokyo, 1971. Vol. 84, N 993. P. 118—122. — *Tschermak-Woess E.* Strukturtypen der Ruhekerne von Pflanzen und Tieren // Protoplasmatologia. 1963. Bd 5, N 1. S. 1—154. — *Zinnecker E.* Reduktionsteilung, Kernphasenwechsel und Geschlechtsbestimmung bei *Bryopsis plumosa* (Huds.) Ag. // Österr. Bot. Zeitsch. 1935. Bd 84, N 1. S. 53—72.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 28 XII 1988.

УДК 581.33 : 620.187 Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 11

Т. А. Плющ

УЛЬТРАСТРУКТУРА ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА ALLIUM-ТИПА У *SCILLA SIBIRICA* (*LILIACEAE*) И *NICOTIANA RUSTICA* (*SOLANACEAE*)

T. A. PLYUSHCH. ALLIUM-TYPE EMBRYO SAC ULTRASTRUCTURE IN *SCILLA SIBIRICA* (*LILIACEAE*) AND *NICOTIANA RUSTICA* (*SOLANACEAE*)

У *Scilla sibirica* клетки яйцевого аппарата имеют полисахаридные оболочки только в базальной части, их апикальные концы окружены одними плазмалеммами. Полярность яйцеклетки типична, в синергидах ядро располагается в центре. Синергиды содержат нитчатый аппарат. В яйцеклетке по сравнению с синергидами наблюдается больше митохондрий и пластид; ЭР и аппарат Гольджи менее развиты. Центральная клетка по ультраструктуре цитоплазмы сходна с яйцеклеткой. В антиподах так же, как в центральной клетке и яйцеклетке, много митохондрий и пластид, и на более поздней стадии развития, как и в синергидах, довольно много цистерн ЭР. В яйцеклетке, синергидах, центральной клетке ядра почти не содержат конденсированного хроматина, в ядрах антипод блоков конденсированного хроматина много, и по мере развития зародышевого мешка хроматизация ядер антипод увеличивается.

У *Nicotiana rustica* клетки яйцевого аппарата имеют неполные полисахаридные оболочки и типичную полярность. Нитчатый аппарат в синергидах отсутствует. Так же как у *S. sibirica*, в яйцеклетке *N. rustica* по сравнению с синергидами больше митохондрий и пластид, меньше цистерн ЭР и диктиосом. Центральная клетка по ультраструктуре цитоплазмы во многом напоминает яйцеклетку, а антиподы подобны синергидам. Ядра всех клеток зародышевого мешка содержат умеренное количество конденсированного хроматина, только перед оплодотворением в ядрах центральной клетки оно резко уменьшается. Характерной особенностью центральной клетки *N. rustica* является наличие на ее стенках, смежных со стенками яйцевого аппарата, выростов оболочки.

Целью настоящей работы было выявление особенностей ультраструктуры биспорического двухмитозного зародышевого мешка Allium-типа на примере трех видов цветковых: *Scilla sibirica*, *Nicotiana rustica* и *Convallaria majalis*. Данные по ультраструктуре зародышевого мешка Allium-типа в литературе практически отсутствуют. Проведено только электронно-микроскопическое исследование антипод *Nicotiana rustica* (Sehgal, 1980).

В настоящем сообщении приводится описание ультраструктуры зародышевого мешка *S. sibirica* и *N. rustica*.

Материал и методика

Фрагменты завязей *Scilla sibirica* Haw. и *Nicotiana rustica* L. фиксировали 3%-ным раствором глутарового альдегида и затем 2%-ным раствором OsO_4. Использовали фосфатный буфер. После обезвоживания в восходящей серии этилового спирта и ацетона материал заливали в эпон. Срезы контрастировали в уранил-ацетате и цитрате свинца и изучали в электронном микроскопе JEM-100B. Морфометрический анализ электронограмм проводили по методике Е. В. Киселевой с соавт. (1974) без статистической обработки результатов. Приблизительные парциальные объемы органелл в цитоплазме и число рибосом в 1 мкм^2 приводятся в тексте.

Результаты исследования

Scilla sibirica

Подробное светооптическое исследование зародышевого мешка и оплодотворения у *S. sibirica* выполнено Е. Н. Герасимовой-Навашиной и Т. Б. Батыгиной (1958). У *S. sibirica* яйцевой и антиподальный аппараты занимают в зародышевом мешке небольшие объемы, центральная клетка очень крупная, с крупной центральной вакуолью (табл. I).

Исследовали ультраструктуру зародышевого мешка с дифференцированным яйцевым аппаратом. При этом были выявлены антиподы с различной хроматизацией ядер. По этому признаку в развитии зародышевого мешка выделили два периода: в первом периоде ядра антипод менее хроматизованы, чем во втором.

I период. Клетки яйцевого аппарата примыкают к оболочке зародышевого мешка приблизительно на одном уровне. Базальные части клеток окружены полисахаридными оболочками, апикальные ограничены одними плазмалеммами (табл. II, *1*). В отдельных участках плазмалеммы соседних клеток смыкаются, однако на большем протяжении располагаются на расстоянии друг от друга. Между плазмалеммами локализованы вещество средней электронной плотности, миелиновые структуры и многочисленные пузырьки различных размеров и с различным контрастом ограничивающих их мембран. Ядро яйцеклетки с плотной нуклеоплазмой, почти не содержащее конденсированного хроматина, находится в апикальной части клетки, ее базальная половина занята крупной вакуолью. Цитоплазмы в яйцеклетке мало, она размещена вдоль клеточной оболочки и вблизи ядра. Гиалоплазма средней электронной плотности (как и в других клетках зародышевого мешка). Густота рибосом — моносом и розетковидных полисом — средняя (260 в 1 мкм^2). В цитоплазме много митохондрий (7.8 %) и пластид (5.5 %). Митохондрии в основном с электронно-прозрачным матриксом и почти без крист. Но встречаются митохондрии с матриксом средней электронной плотности и небольшим числом крист. Пластиды характеризуются стромой средней электронной плотности, единичными тилакоидами и пузырьками. Часть срезов пластид содержит крахмальные зерна. Эндоплазматический ретикулум (ЭР) (0.6 %) представлен небольшим числом коротких цистерн. Аппарат Гольджи (0.4 %) умеренно активный. Диктиосомы отчленяют немногочисленные электронно-прозрачные пузырьки. Липидные капли малочисленные (0.16 %).

В синергидах хорошо развит нитчатый аппарат, имеющий разветвленные выросты, заходящие в глубь клетки. Электронная плотность вещества, составляющего нитчатый аппарат, неоднородна: в центральных участках выростов оно менее электронно-плотное, чем в периферических. В синергидах ядро, имеющее такую же структуру, как и в яйцеклетке, локализовано в центре; крупная центральная вакуоль отсутствует. Парциальный объем цитоплазмы в синергидах значительно больше, чем в яйцеклетке. По плотности распределения рибосом эти клетки не различаются. Плотность распределения митохондрий (4.1 %) и пластид (2.1 %) в синергидах меньше, чем в яйцеклетке. Митохондрии с электронно-прозрачным матриксом и матриксом средней электронной плотности. Число крист в последних больше, чем в первых. Строма пластид средней электронной плотности. В большинстве пластид внутренняя мембранная система слабо развита, как и в пластидах яйцеклетки, представлена единичными короткими тилакоидами, пузырьками (диаметр 0.06 мкм) и скоплениями трубочек (диаметр 0.03 мкм), трубочки заполнены веществом средней электронной плотности. Но встречаются пластиды с большим числом длинных тилакоидов, пересекающих органеллу вдоль ее продольной оси. ЭР (0.9 %) дифференцирован в синергидах в большей степени, чем в яйцеклетке, образован узкими цистернами, большей частью короткими с энхилемой средней электронной плотности. Самый характерный признак ультраструктуры синергид — наличие большого числа диктиосом (1.3 %), состоящих из 4—6 цистерн, прямых или дуговидно изогнутых. Диктиосомы отчленяют небольшое число электронно-прозрачных пузырьков и многочисленные пузырьки, содержащие фибриллярно-гранулярный материал высокой электронной плотности (табл. II, *2*). Последние встречаются по всей цитоплазме. Они имеют разные размеры. Более крупные образуются, вероятно, в результате слияния более мелких. Эти пузырьки также многочисленны вблизи нитчатого аппарата и, по всей видимости, участвуют в его образовании — терминальные участки выростов нитчатого аппарата, вдающиеся в цитоплазму, состоят из такого же вещества высокой электронной плотности, как вещество, заполняющее пузырьки Гольджи. Видимо, высокая активность аппарата Гольджи связана с формированием нитчатого аппарата, тем более что пузырьки Гольджи с электронно-плотным содержимым в других клетках зародышевого мешка не встречаются. Липидных капель в синергидах мало (0.17 %).

В центральной клетке наблюдали халазальное полярное ядро. Оно имеет такую же плотность нуклеоплазмы, как и ядра клеток яйцевого аппарата, и также почти не содержит конденсированного хроматина. Ядрышко (одно) очень крупное с многочисленными «ядрышковыми вакуолями». Плотность распределения рибосом в центральной клетке такая же, как и в клетках яйцевого аппарата. Структура цитоплазмы центральной клетки во многом аналогична структуре цитоплазмы яйцеклетки. Приблизительные парциальные объемы органелл в цитоплазме: митохондрии — 6 %, пластиды — 4.8, диктиосомы — 0.7, ЭР (цистерноидный) — 0.5, липидные капли — 0.7 %.

Антиподы — три крупные клетки, каждая из которых только узкой базальной частью контактирует с оболочкой зародышевого мешка. В стенках, общих для антипод и центральной клетки, присутствуют плазмодесмы и небольшие выросты, расположенные на обеих сторонах их поверхности. Антиподы содержат крупную центральную вакуоль и немногочисленные мелкие вакуоли. Ядро занимает значительный объем клетки. Нуклеоплазма электронно-плотная. В ядре присутствует довольно большое количество конденсированного хроматина. В цитоплазме антипод многочисленны митохондрии (9.7 %) и пластиды (6.4 %), имеющие такую же морфологию, как и в клетках яйцевого аппарата (табл. II, *3*). Цистерны ЭР (0.4 %) рассредоточены по всей цитоплазме. Диктиосомы встречаются часто (1 %). Они имеют прямые цистерны, отчленяют умеренное число электронно-прозрачных пузырьков.

II период. По мере развития зародышевого мешка одновременно с увеличением хроматизации ядер антипод наблюдаются и другие изменения в ультраструктуре его клеток. Базальные части яйцевого аппарата, покрытые полисахаридными оболочками, относительно общего объема клеток становятся меньшими, чем в I периоде. На апикальном полюсе этих клеток увеличивается поверхность контакта их плазмалемм. В яйцеклетке уменьшается количество цитоплазмы, в ней заметны увеличение плотности распределения митохондрий (17.4 %) и уменьшение числа цистерн ЭР (0.46 %). Пластиды занимают приблизительно 4.7% объема цитоплазмы, диктиосомы — 1.3 %, липидные капли — 0.25%.

В синергидах визуально число цистерн ЭР становится большим, однако морфометрический анализ электронных микрофотографий не показывает этого увеличения. Парциальный объем цистерноидного ЭР, как и ранее, — 0.9 %. Парциальные объемы митохондрий и пластид соответственно 5.2 % и 0.06 %, липидных капель — 0.2 %. Аппарат Гольджи характеризуется очень высокой активностью (2.7 %), диктиосомы большей частью имеют прямые цистерны и отчленяют в основном электронно-прозрачные пузырьки.

В ядрах антипод еще более увеличивается доля конденсированного хроматина (табл. II, *4*). Ядрышко приобретает ячеистую структуру из-за наличия в нем многочисленных электронно-светлых зон. Несколько увеличивается число цистерн ЭР (0.7 %), т. е. на этой стадии антиподы по степени развития ЭР более подобны синергидам, чем яйцеклетке. Морфология ЭР такая же, как и ранее, — узкие длинные цистерны ЭР с энхилемой средней электронной плотности. Парциальный объем хондриома (11.5%) в цитоплазме высокий, больший, чем пластидома (4.2 %). Аппарат Гольджи характеризуется умеренной активностью (0.8 %), диктиосомы отчленяют электронно-прозрачные пузырьки и пузырьки с небольшим количеством фибриллярного содержимого.

Nicotiana rustica

Светооптические данные по эмбриологии этого растения содержатся в работах Я. С. Модилевского (1936), В. П. Банниковой (1986) и др.

Как и у *S. sibirica*, у *N. rustica* исследовали зародышевый мешок с дифференцированным яйцевым аппаратом; на этой стадии выделяли два периода, характеризующихся некоторыми различиями в ультраструктуре клеток. Кроме того, у *N. rustica* исследовали зародышевый мешок сразу после оплодотворения.

I период. Клетки яйцевого аппарата характеризуются типичным полярным расположением ядер и крупных вакуолей; нитчатый аппарат в синергидах отсутствует. Топография клеток различна: базальные концы синергид располагаются выше базального конца яйцеклетки. Полисахаридные оболочки наблюдаются только в базальных частях клеток. Их апикальные концы, как и микропилярный полюс центральной клетки, окружены одними плазмалеммами, плотно прилегающими друг к другу (у соседних клеток) (табл. III, *1*). В яйцеклетке ядро с электронно-прозрачной нуклеоплазмой содержит умеренное количество конденсированного хроматина, равномерно распределенного в его объеме. В ядрышке гранулярный и фибриллярный компоненты смешаны, но гранулярного больше на периферии. Митохондрии с плотным матриксом и развитой системой крист. В пластидах строма более электронно-плотная, чем матрикс митохондрий. Внутренняя мембранная система пластид состоит из трубочек (диаметр 0.04 мкм); есть в строме осмиофильные глобулы, крахмал отсутствует. Диктиосомы состоят из 5—7 прямых цистерн, отчленяют электронно-прозрачные пузырьки. Морфология органелл синергид аналогична описанной для яйцеклетки. Это свойственно также центральной клетке и антиподам (табл. III, *2*), однако в этих клетках пластиды содержат крахмал. Плотность распределения митохондрий во всех клетках приблизительно одинаковая: в яйцеклетке они занимают 9.7 % объема цитоплазмы, в синергидах — 8.2, в центральной клетке — 8.8, в антиподах — 9.2 %. Доля пластид более высокая в яйцеклетке (8.1 %) и центральной клетке (10.0 %), чем в синергидах (2.7 %) и антиподах (3.7 %). Цистерноидный ЭР в наибольшей мере развит в синергидах (3.5 %), в меньшей степени в яйцеклетке (2.5 %), антиподах (2.1 %) и центральной клетке (1.7 %). Аппарат Гольджи обнаруживает высокую активность в синергидах (1.3 %) и антиподах (1.2 %), меньшую в яйцеклетке (0.8 %) и центральной клетке (0.5 %). Плотность распределения рибосом во всех клетках одинаковая (330 в 1 мкм^2).

Отметим также, что в центральной клетке ядра располагаются на полюсах, где сосредоточена и основная доля цитоплазмы. Центральная часть клетки занята крупной центральной вакуолью. В антиподах ядра смещены в халазальную часть, над ними располагаются крупные вакуоли. Антиподы полностью окружены полисахаридными оболочками, содержащими плазмодесмы. Однако в оболочке, общей для антипод и соматических клеток, плазмодесмы отсутствуют.

II период. В ходе развития зародышевого мешка до оплодотворения во всех клетках увеличивается численность рибосом (до 500 в 1 мкм^2), в антиподах и центральной клетке — объем крахмальных зерен. Кроме того, в центральной клетке изменяется морфология ядер (табл. III, *3*). Первоначально, как и в других клетках зародышевого мешка, они имеют округлую форму, электронно-прозрачную нуклеоплазму, умеренное количество конденсированного хроматина. В более зрелом зародышевом мешке ядра центральной клетки лопастные, с электронно-плотной нуклеоплазмой и меньшим количеством конденсированного хроматина, чем ранее.

Зародышевый мешок после оплодотворения. Пыльцевая трубка входит в зародышевый мешок через синергиду. Изменения в ультраструктуре цитоплазмы клеток оплодотворенного зародышевого мешка незначительные. Уменьшаются парциальные объемы хондриома: в зиготе — до 5.5 %, в первичной клетке эндосперма — до 4.9, в антиподах — 7.2 %. За счет увеличения размера пластид в связи с накоплением в них крахмала увеличивается объем пластидома: в первичной клетке эндосперма — до 14.5 % и антиподах — до 6.5 %, в зиготе он такой же, как и в яйцеклетке — 8.5 % (по всей видимости, увеличение парциальных объемов пластидома в центральной клетке и антиподах имело место и до оплодотворения зародышевого мешка, однако электронограммы клеток зародышевого мешка во II периоде развития, когда было отмечено увеличение интенсивности синтеза крахмала в антиподах и центральной клетке, морфометрически не обрабатывались). В то же время степень развития цистерноидного ЭР в клетках такая же, как и до оплодотворения: в зиготе — 2.0 %, в первичной клетке эндосперма — 2.0, в антиподах — 1.7 %. Заметны снижение активности аппарата Гольджи в антиподах (0.6 %) и некоторое ее увеличение в первичной клетке эндосперма (0.7 %), в зиготе частота встречаемости диктиосом такая же, как и в яйцеклетке (0.9 %). Интересной особенностью первичной клетки эндосперма является наличие на ее оболочке, смежной с оболочками зиготы и синергид (в том числе и разрушенной), хорошо развитых выростов.

Таким образом, можно считать, что специфических особенностей ультраструктуры клеток зародышевого мешка Allium-типа у *S. sibirica* и *N. rustica* по сравнению с зародышевым мешком Polygonum-типа не обнаружено. Яйцевой аппарат этих растений имеет типичную ультраструктуру, свойственную яйцевому аппарату многих растений (Банникова, Плющ, 1982). Антиподы насыщены органеллами, для них характерны развитый цистерноидный ЭР и активный аппарат Гольджи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Банникова В. П. Межвидовая несовместимость у растений. Киев: Наук. думка, 1986. 230 с. — *Банникова В. П., Плющ Т. А.* Ультраструктура яйцевого аппарата зародышевого мешка покрытосеменных растений // Укр. ботан. журн. 1982. Т. 39. № 6. С. 81—87. — *Герасимова-Навашина Е. Н., Батыгина Т. Б.* Процесс оплодотворения у *Scilla sibirica* Andr. // Бот. журн. 1958. Т. 43, № 7. С. 959—988. — *Киселева Е. В., Шилов А. Г., Христолюбова Н. Г.* Методы оценки основных стереологических параметров // Применение стереологических методов в цитологии. Новосибирск: Ротапринт Ин-та цитологии и генетики СО АН СССР, 1974. С. 33—53. — *Модилевский Я. С.* Цитогенетическое исследование рода *Nicotiana*. II. К эмбриологии и цитологии видов Sectio *Rusticae* // Укр. ботан. журн. 1936, № 10 (8). С. 43—52. — *Sehgal C. B.* Ultrastructure of antipodal cells in *Nicotiana rustica* // Phytomorphology. 1980. Vol. 30, N 1. P. 61—66.

Институт ботаники АН УССР,
Киев.

Получено 6 VI 1988.

УДК 581.17 : 312.33 : 582.5

Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 11

О. А. Хведынич

ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ ЯДЕР В КЛЕТКАХ ЗАРОДЫШЕВЫХ МЕШКОВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

O. A. KHVEDYNICH. NUCLEI FUNCTIONING IN EMBRYO SAC CELLS OF SOME ANGIOSPERM SPECIES

Приведены сравнительные данные по состоянию хроматина в ядрах разноименных клеток одного зародышевого мешка и в ядрах одноименных клеток зародышевых мешков разных видов: *Nicotiana tabacum* L., *Lilium regale* Wils., *Galanthus nivalis* L., *Triticale*. Показано, что ядра яйцеклеток характеризуются, как правило, более конденсированным хроматином по сравнению с ядрами других клеток зародышевого мешка, хроматин которых в основном диффузный. Исследованные ядра различаются по функциональной активности. Наименее активны ядра яйцеклеток и центральных клеток, в них же обнаруживается наибольшее количество связанной РНК. Наиболее синтетически активны ядра синергид и антипод, в них выявляется много свободной РНК. На основании полученных данных предполагается, что определенному типу клеток свойственны ядра с определенным структурно-функциональным состоянием хроматина.

Зародышевый мешок покрытосеменных растений во время развития претерпевает ряд сложных морфологических и цитохимических превращений, приводящих в конечном итоге к формированию высокоупорядоченной системы клеток: яйцевого и антиподального аппаратов и центральной клетки. Исследование зародышевых мешков необходимо для понимания их организации и функционирования, особенно в связи с тем что в них совершается весьма важный в жизни растений процесс — оплодотворение, в результате которого образуется новый организм, сохраняющий данный вид.

В настоящее время достигнуты значительные успехи в исследовании морфологии зародышевых мешков, тонкой структуры их клеток, а также гисто- и цитохимических особенностей, что нашло свое отражение в ряде монографий и обзоров (Банникова и др., 1985).

В последнее время нами (Хведынич и др., 1981, 1983; Хведынич, Сердюк, 1984) методом люминесцентного микроспектрального анализа (Сердюк, Конарев, 1970) исследовалось физико-химическое состояние хроматина в ядрах клеток зародышевых мешков ряда растений с целью определения их функционального состояния перед оплодотворением.

В настоящей работе приведены сравнительные данные по состоянию хроматина как в ядрах разноименных клеток одного зародышевого мешка, так и в ядрах одноименных клеток зародышевых мешков разных видов покрытосеменных растений.

Материал и методика

Зрелые зародышевые мешки *Nicotiana tabacum* L., *Lilium regale* Wils., *Galanthus nivalis* L., *Triticale* фиксировали по Карнуа и изготавливали постоянные препараты по общеизвестной цитологической методике. Препараты флюорохромировали в растворе акридинового оранжевого (АО) 1 : 5000 при pH 4.2. Перед флюорохромированием препараты, кроме контрольных, обрабатывались РНК-азой или липидорастворителями, или уксусным ангидридом (УА), а также РНК-азой в сочетании с липидорастворителями или УА, что приводило к удалению РНК и липидов и ацетилированию белков. Стандартизированные условия флюорохромирования (pH, ионная сила, концентрация АО, экспозиция) дали возможность провести количественные измерения интенсивности флюоресценции комплексов нуклеиновых кислот с АО. Спектры флюоресценции ядер снимали на люминесцентном микроскопе МЛ-2 со спектральной насадкой СПО-1. Негативное изображение спектров фотометрировали на микрофотометре МФ-4 в логарифмической шкале. По среднеарифметическому показателю фотометра строили кривые спектров люминесценции. В данной работе кривые не приводятся, на основании их построены диаграммы по максимуму свечения комплексов АО с нуклеиновыми кислотами (ДНК АО в зеленой (530 нм) и РНК АО в красной (640 нм) областях спектра). Высота столбиков диаграмм условно принимается за количество нуклеиновых кислот в относительных единицах. На диаграммах *А—Г* всех рисунков представлены результаты люминесценции ядер после удаления из них РНК. Неокрашенные столбики — количество ДНК (отн. ед.); черные части первых столбиков диаграмм *а—е* — количество свободной РНК, удаляемой РНК-азой; заштрихованные части второго и третьего столбиков всех диаграмм — количество ДНК или РНК, связанных соответственно с белками или липидами.

Для исследования морфологии ядер применялась окраска по Фельгену.

Результаты и обсуждение

Ядра зрелых яйцеклеток зародышевых мешков исследованных видов различаются по способности связывать краситель: фуксинсернистую кислоту и АО. При окраске по Фельгену с одинаковым сроком гидролиза интенсивность этой реакции (окрашиваемость) в ядрах яйцеклеток была различна: наиболее яркая у табака, слабее у тритикале, подснежника и лилии. По морфологии эти ядра также различались: в ядре яйцеклетки табака преобладали глыбки конденсированного хроматина, в ядре яйцеклетки лилии выявлялись в основном тонкие нити эухроматина с небольшим количеством более конденсированных участков.

Исследование ядер яйцеклеток различных видов методом люминесцентного микроспектрального анализа показало, что структура их хроматина неодинакова. Наиболее конденсирован хроматин в ядрах яйцеклеток тритикале и табака. Часть ДНК в нем находится в липопротеидном комплексе и выявляется только после удаления липидов и ацетилирования белков, о чем можно судить по увеличению интенсивности свечения ядер после обработки их липидорастворителями и УА (рис. 1, *А—Г*, в каждом сравнить первый, второй и третий столбики). В яйцеклетках лилии и подснежника прочно связанной ДНК меньше, чем у тритикале и табака, поскольку интенсивность свечения ядер после соответствующих обработок увеличивается незначительно (рис. 1, *Б*, *В*), следовательно, степень конденсации хроматина этих ядер ниже.

Ранее рядом авторов отмечалась разная интенсивность окраски по Фельгену ядер яйцеклеток некоторых растений (Василева, 1954; Герасимова-Навашина, 1957; Коробова, 1959; Беляева, 1963; Фурсов, 1964; Власова, 1967, и др.). На основании полученных нами данных становится понятно, что причина этого заключается в неодинаковом соотношении в ядре зрелой яйцеклетки конденсированного и деконденсированного хроматина. Причины разной степени конденсации хроматина в ядрах яйцеклеток неизвестны. В этой связи интересно отметить и тот факт, что по мере формирования зародышевых мешков происходит снижение интенсивности реакции Фельгена в ядрах яйцеклеток по сравнению с интенсивностью этой реакции у ядер — предшественников ядер яйцеклеток в ценоцитных зародышевых мешках и в только что сформированных яйцеклетках (Беляева, 1963; Бланковская, 1964; Власова, 1967; Woodcock, Bell, 1968; Банникова, Хведынич, 1969). По этому вопросу высказывались различные гипотезы. Согласно одной из них (Woodcock, Bell, 1968), уменьшение окрашиваемости ядер гаметофитов может происходить за счет постепенной потери «излишка» ДНК до тех пор, пока ядро яйцеклетки не будет содержать только «генетическую» ДНК. Эта точка зрения высказывалась на основании того, что в ядрах соматических клеток обнаруживались различные количества

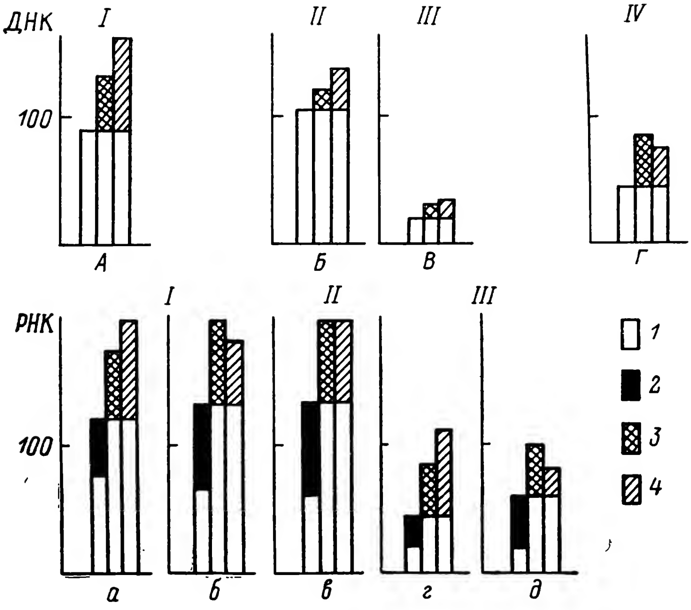


Рис. 1. Состояние хроматина в ядрах яйцеклеток зародышевых мешков.

I — тритикале, *II* — лилия, *III* — подснежник, *IV* — табак. *А—Г* — количество ДНК (отн. ед.); *а—д* — количество РНК (отн. ед.): *а*, *в*, *г* — в ядрах тритикале, лилии, подснежника; *б*, *д* — в ядрышках тритикале, подснежника. Условные обозначения здесь и на рис. 2—4: *1* — ДНК после обработки препаратов РНК-азой; *2* — свободная РНК, удаляемая РНК-азой; *3* — ДНК или РНК, связанная с белками; *4* — ДНК или РНК, связанная с липидами. По оси ординат — интенсивность свечения, *J* (отн. ед.).

ДНК, которые, по мнению исследователей (McLeisch, Sunderland, 1961, цит. по: Woodcock, Bell, 1968), являются дополнительными к ДНК, несущей «генетическую» информацию. Это предположение вполне допустимо. Существование дополнительной ДНК, в 4—8 раз превышающей количество ДНК соматических клеток, обнаружено в зиготах и молодых проэмбрио ячменя (Mericle, Mericle, 1970) и в зиготе гибридной петуньи (Essad et al., 1975), где дополнительный синтез ДНК начинается сразу после оплодотворения в G_1-фазе и завершается за 20 ч до наступления S-фазы. Помимо этого полагали (Ishida, 1961, цит. по: Woodcock, Bell, 1968), что на снижение интенсивности реакции Фельгена определенное влияние могут оказать белки. Из сказанного следует, что вопрос о снижении интенсивности реакции Фельгена в ядрах яйцеклеток при созревании зародышевых мешков покрытосеменных остается открытым. Можно только предположить, что при созревании яйцеклеток происходит изменение соотношения конденсированного и деконденсированного хроматина, очевидно, в сторону деконденсации и доля каждого из них в ядрах яйцеклеток разных растений, как показали наши исследования, различна.

Изменение состояния хроматина в созревающей яйцеклетке покрытосеменных представляет интерес и в плане сравнения с яйцеклеткой голосеменных. По данным ряда авторов (Баранцева, Ермаков, 1980; Ермаков и др., 1982), при созревании яйцеклетки сосны происходит увеличение количества ДНК и политенизация хромосом, которые при этом утолщаются, одновременно накапливается большое количество РНК и белков. При созревании яйцеклеток покрытосеменных, очевидно, наоборот, происходит снижение синтетической активности ядер, в результате чего количество синтезируемых РНК и белков уменьшается, о чем можно судить по снижению пиронинофилии цитоплазмы и интенсивности окрашиваемости ее на общие белки (Банникова, Хведынич, 1969; Panchaksharappa, Syamasundar, 1975; Prasad, 1977; Bhandari et al., 1980).

Уровень синтетической активности ядер зрелых яйцеклеток, как показали наши исследования, невысокий. Свободной РНК в хроматине мало, преобладает РНК, связанная с белками и липидами, увеличивается интенсивность свечения после обработки препаратов липидорастворителями и УА (рис. 1, *а*, *г*, сравнить первый столбик со вторым и третьим). В ядрышках свободной РНК больше, но и в них выявляются главным образом РНК-липопротеидные комплексы (рис. 1, *б*, *д*). Связанная РНК в ядрах яйцеклеток накопилась, вероятно, в ходе их образования, возможно, еще когда зародышевый мешок находился на ценоцитной стадии развития и ядра были синтетически активны. Это предположение не лишено основания, поскольку известно, что синтез РНК, начавшись в поздней телофазе, резко увеличивается в пресинтетический период, сохраняя ту же интенсивность в период синтеза ДНК (King, Barnhisel, 1967). Нами было показано, что в развивающихся зародышевых мешках табака, лилии, тритикале, пшеницы, подснежника (Хведынич и др., 1983) в ядрах — предшественниках ядер женских гамет — именно период синтеза ДНК самый продолжительный и составляет 55—64 %, пресинтетический — 22—30, постсинтетический — 11—17 %. В зрелых яйцеклетках синтеза ДНК не происходит. Такое соотношение фаз митотического цикла в ходе мегагаметогенеза отличается от соотношения их в ядрах соматических клеток (Гриф, Иванов, 1975) и является, вероятно, необходимым при образовании половых клеток, в которых часть синтезируемых веществ предназначена не для непосредственного использования, как в соматических клетках, а для обеспечения дальнейшего зиготогенеза и, возможно, раннего эмбриогенеза.

В настоящее время показано существование в яйцеклетках животных фракции РНК, связанной с белком, которая не выходит из ядра в течение длительного времени, вплоть до момента использования ее цитоплазмой (Моисеев и др., 1982). Сопоставляя это с нашими данными, можно предположить, что в ходе формирования зародышевых мешков, когда в них происходит образование клеток и осуществляется генетическая программа их дифференциации, РНК, содержащаяся в ядрах яйцеклеток, не выходит полностью в цитоплазму, а образует с белком РНК-комплексы, что способствует сохранению ее в ядре в течение продолжительного времени от созревания зародышевого мешка до оплодотворения. Подтверждением сказанному может служить тот факт, что в цитоплазме зрелых яйцеклеток подавляющего большинства исследуемых ранее видов: *Stellaria*, *Vanda*, *Zepheranthus*, *Logeneria*, *Dipcadi*, *Argemone* и др. (Pritchard, 1964; Alvares, Sagava, 1965; Георгиева, 1971; Malick, Vermani, 1975; Panchaksharappa, Syamasundar, 1975, и др.) — количество РНК незначительное. Исключение составляют яйцеклетки пастушьей сумки, махорки, свинчатки (Schulz, Jensen, 1968; Bannikova, 1971; Cass, 1972). Во время оплодотворения происходит выход РНК в цитоплазму (Сердюк и др., 1978).

Из сказанного следует, что в зрелой яйцеклетке активность синтетических процессов ядра снижена. Происходящий в нем синтез РНК, по-видимому, лишь компенсирует распад, неизбежно происходящий при жизнедеятельности клетки. Синтез белков тоже не интенсивен. В ряде работ (Pritchard, 1964; Георгиева, 1971; Sehgal, Gifford, 1979; Vijayaraghavan, Bhatt, 1980, и др.) показано, что цитоплазма яйцеклеток большинства изученных растений умеренно окрашивается на белки. В больших концентрациях белок обнаружен лишь в яйцеклетке *Dipcadi* (Panchaksharappa, Syamasundar, 1975).

Таким образом, для яйцеклеток исследуемых видов характерно наличие в ядре конденсированного хроматина и связанной РНК. В цитоплазме содержание РНК и белков в основном низкое, что свидетельствует о невысокой синтетической активности их ядер.

Ядра центральных клеток, как известно, всегда характеризуются очень слабой реакцией Фельгена независимо от степени выявляемости ДНК в ядре яйцеклетки данного зародышевого мешка.

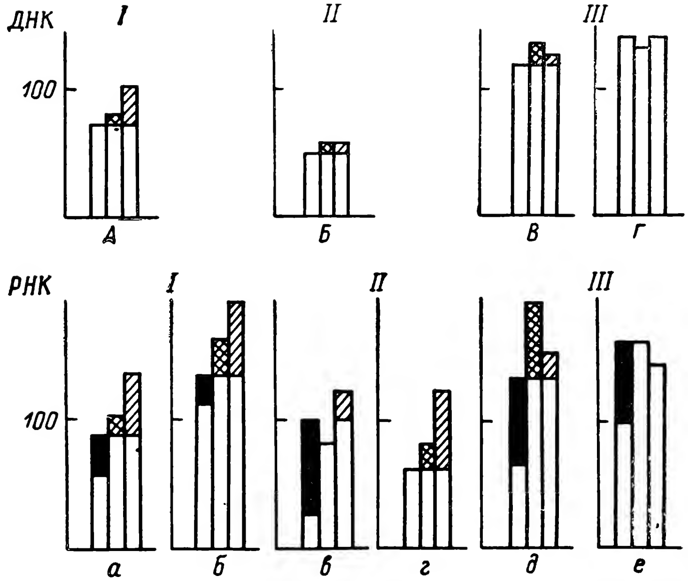


Рис. 2. Состояние хроматина в ядрах центральных клеток зародышевых мешков.

I — тритикале, *II* — подснежник, *III* — лилия. *А—Г* — количество ДНК (*В* — верхнее полярное ядро, *Г* — нижнее полярное ядро лилии); *а—е* — количество РНК: *а*, *в* — в ядрах тритикале, подснежника; *б*, *г* — в ядрышках тритикале, подснежника; *д* — в верхнем полярном ядре; *е* — в нижнем полярном ядре лилии.

Анализ спектров флюоресценции ядер центральных клеток зародышевых мешков исследуемых видов показал, что их хроматин характеризуется в основном деконденсированным состоянием, в нем почти не обнаруживается прочно связанная ДНК, интенсивность свечения ядер после их обработки липидорастворителями и УА возрастает незначительно или вообще не увеличивается (рис. 2, *А—Г*, сравнить первые столбики со вторыми и третьими). Некоторое исключение составляет верхнее полярное ядро зародышевого мешка лилии, часть ДНК в котором заблокирована белками (рис. 2, *В*, сравнить столбики первый и второй). В нижнем полярном ядре прочно связанной ДНК вообще не выявляется (рис. 2, *Г*).

Несмотря на сходное состояние хроматина в ядрах центральных клеток зародышевых мешков разных видов, соотношение свободной и связанной РНК в них несколько различается. У табака и тритикале свободной РНК довольно мало, в основном выявляется РНК, связанная с липидами и частично с белками, увеличивается интенсивность свечения после обработки препаратов липидорастворителями и УА (рис. 2, *а*, данные только по тритикале). В верхнем полярном ядре зародышевого мешка лилии часть РНК заблокирована белками, в нижнем полярном ядре прочно связанной РНК не обнаруживается (рис. 2, *д*, *е*). В ядре центральной клетки зародышевого мешка подснежника содержится больше свободной РНК, чем связанной (рис. 2, *в*).

В ядрышках исследуемых ядер синтетическая активность ниже, чем в хроматине. Часть РНК находится в прочном липопротеидном комплексе и выявляется только после удаления липидов и ацетилирования белков (рис. 2, *б*, *г*).

Из сказанного следует, что синтетическая активность хроматина ядер центральных клеток зародышевых мешков разных видов не одинакова. В полярных ядрах табака и тритикале хроматин мало активен, в ядрах центральных клеток подснежника и лилии — более активен. Причина разной активности хроматина не известна, тем не менее можно полагать, что это связано со спецификой зародышевых мешков, в частности с длительным существованием зародышевого мешка подснежника от момента образования осенью до оплодотворения, которое происходит весной, или с довольно крупными размерами зародышевого мешка лилии и дегенерацией двух антипод. Поскольку от функциональной активности ядер зависит содержание РНК и белков в цитоплазме, становятся понятными крайне противоположные сведения в литературе о наличии этих соединений в цитоплазме центральных клеток ряда растений. По мнению одних авторов (Георгиева, 1971; Johri, Bhatnagar, 1973; Prasad, 1977; Bhandari et al., 1980), в ней содержится много РНК и белков, по мнению других (Panchaksharappa, Syamasundar, 1975) — цитоплазма центральной клетки отличается пониженной концентрацией этих соединений. Таким образом, хроматин ядер центральных клеток исследуемых видов в отличие от хроматина ядер яйцеклеток в основном диффузный. Синтетическая активность его различна. В ядрах центральных клеток, как и в ядрах яйцеклеток, выявляется связанная РНК. В цитоплазме содержание РНК и белков в зародышевых мешках разных растений различно.

Ядра синергид большинства изученных видов Фельген положительны (Фурсов, 1964; Vijayaraghavan, Bhatt, 1980, и др.). Физико-химическое состояние хроматина ядер синергид зародышевых мешков табака, тритикале, подснежника и одной синергиды лилии почти одинаковое. Большая часть хроматина в них находится в деконденсированном состоянии (рис. 3, *А*, *В*). Небольшое количество связанной ДНК обнаруживается в ядрах синергид подснежника и второй синергиды лилии (рис. 3, *Б*, *Г*). В ядрах происходит синтез РНК (рис. 3, *а*, *в*, *д*, *е*), в ядрышке синтетическая активность выше, чем в хроматине (рис. 3, *б*, *г*), выявляется много свободной РНК, особенно у тритикале (рис. 3, *б*). Связанная РНК обнаружена в ядрах синергид подснежника и лилии (рис. 3, *в*, *д*, *е*). Синергиды лилии различаются по физико-химическому состоянию хроматина. В одной из синергид, которая базальным концом подходит к микропиле, хроматин более диффузный (рис. 3, *В*), тогда как хроматин второй синергиды, которая вместе с яйцеклеткой располагается в стороне от микропиле, несколько конденсирован, в нем обнаруживается ДНК, связанная с белками и липидами (рис. 3, *Г*), и меньше свободной РНК (рис. 3, *д*, *е*, сравнить первые столбики). Хроматин этой синергиды сходен с хроматином ядра яйцеклетки, она может выполнять роль яйцеклетки и оплодотворяться.

В цитоплазме синергид концентрация РНК и белков выше, чем в цитоплазме яйцеклеток и центральных клеток, о чем свидетельствует более сильная пиронинофилия и окрашиваемость на белки (Pritchard, 1964; Alvarez, Sagava, 1965; Георгиева, 1971; Bhandari et al., 1980, и др.). Таким образом, хроматин ядер синергид характеризуется, за некоторым исключением, деконденсированным структурным состоянием, характерным для активно функционирующих клеток. Синтезируемая РНК выходит в цитоплазму.

Ядра антипод по интенсивности реакции Фельгена резко отличаются от ядер других зародышевых мешков и более сходны с ядрами соматических клеток. По физико-химическому состоянию хроматина ядра антипод несколько сходны с ядрами синергид, хроматин в них в основном диффузный (рис. 4, *А*, *В*), за исключением ядер антипод тритикале, в которых хроматин более конденсирован (рис. 4, *Б*), что, вероятно, связано с политенизацией хромосом. Ядра антипод синтетически активны, в них выявляется свободная РНК как в хроматине, так и в ядрышках, но выявляется и связанная в основном с белками РНК (рис. 4, *а*—*д*). Наличие большого количества РНК и белка в цитоплазме антипод (Vijayaraghavan, Bhatt, 1980; Bhandari et al., 1980) свидетельствует об активности метаболических процессов в этих клетках.

Из сказанного следует, что ядрам всех клеток зародышевых мешков свойственно определенное состояние хроматина, характерное для данного типа клеток. Ядра яйцеклеток характеризуются, как правило, более конденсированным хроматином по сравнению с ядрами других клеток зародышевого мешка, хро-

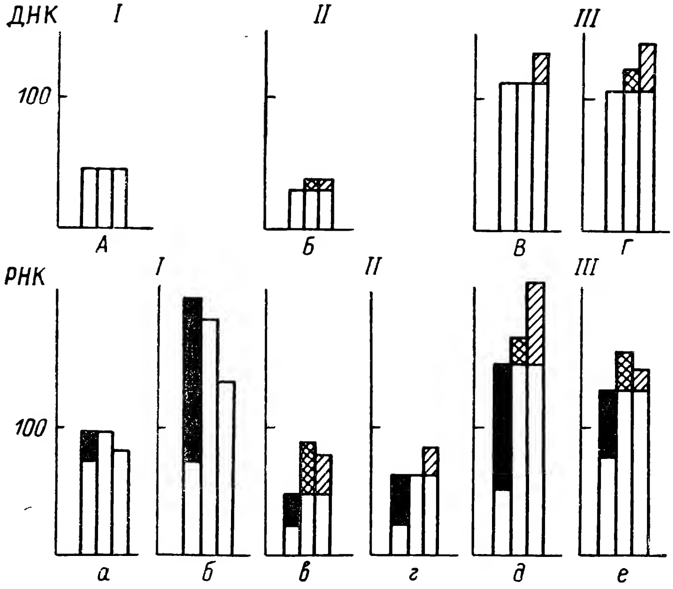


Рис. 3. Состояние хроматина в ядрах синергид зародышевых мешков.

I — тритикале, *II* — подснежник, *III* — лилия. *А—Г* — количество ДНК (*В* — синергида первая, *Г* — синергида вторая); *а—е* — количество РНК: *а*, *в* — в ядрах тритикале, подснежника; *б*, *г* — в ядрышках тритикале, подснежника; *д*, *е* — в ядрах первой и второй синергид лилии.

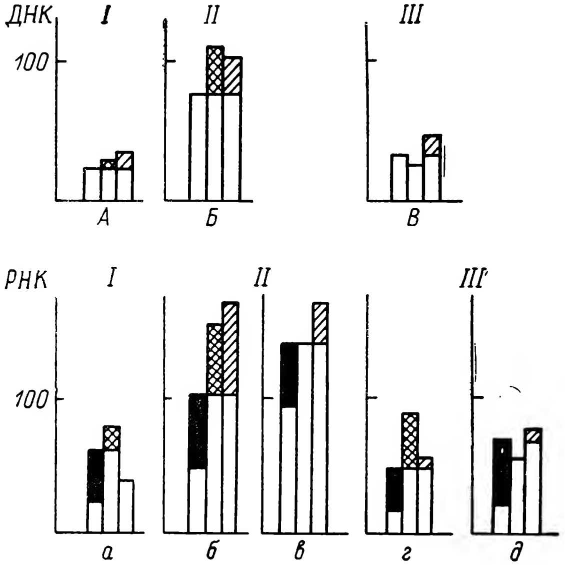


Рис. 4. Состояние хроматина в ядрах антипод зародышевых мешков.

I — табак, *II* — тритикале, *III* — подснежник. *А—В* — количество ДНК; *а—д* — количество РНК: *а*, *б*, *г* — в ядрах табака, тритикале, подснежника; *в*, *д* — в ядрышках тритикале, подснежника.

матин которых в основном диффузный. Исследованные ядра различаются по функциональной активности. Наименее активны ядра яйцеклеток и центральных клеток. В них же выявляется наибольшее количество связанной РНК. Наиболее синтетически активны ядра синергид и антипод. Однако, как показали наши исследования, не во всех зародышевых мешках наблюдается строгая дифференциация ядер, присущая определенному типу клеток. Так, в зародышевом мешке лилии хроматин верхнего полярного ядра более конденсирован, чем нижнего, хроматин одной из синергид тоже более конденсирован и сходен как структурно, так и функционально с хроматином ядра яйцеклетки. В зародышевом мешке подснежника все ядра клеток яйцевого аппарата в основном однотипны, а ядро центральной клетки синтетически активно.

Анализируя полученные нами данные по физико-химическому состоянию хроматина в ядрах клеток зародышевых мешков разных растений на фоне их морфологии, можно заключить, что дифференциация клеток зависит от пространственного расположения относительно микропиле, а дифференциация ядер в них — от специфики функционирования этих клеток. Отсюда становится понятным сходное состояние хроматина в ядрах разноименных клеток (яйцеклетки, одной синергиды и верхнего полярного ядра) зародышевого мешка лилии, поскольку все эти ядра могут участвовать в оплодотворении, и различное состояние хроматина в одноименных ядрах (синергид и полярных), по-видимому, в связи с тем, что синергида, примыкающая к микропиле, выполняет функции проведения в зародышевый мешок содержимого пыльцевой трубки и не участвует в оплодотворении. Нижнее полярное ядро, хотя и участвует в оплодотворении, вместе с тем выполняет еще и метаболические функции, присущие ядрам центральных клеток зародышевых мешков других растений. Как было показано, эти ядра характеризуются в основном диффузным хроматином. В зародышевом мешке подснежника сходное состояние хроматина в ядрах клеток яйцевого аппарата обусловлено, очевидно, их определенным расположением, вследствие чего апикальные концы всех клеток находятся на одном уровне и при оплодотворении спермии, как показали наши исследования (Хведынич, неопубликованные данные), могут проникать в неразрушенную синергиду вместо яйцеклетки или центральной клетки. Повышенная синтетическая активность ядра центральной клетки подснежника, вероятно, связана как с довольно продолжительным существованием зародышевого мешка, так и с ранней дегенерацией антипод, последнее наблюдается и в зародышевом мешке лилии. Описанные случаи не противоречат представлению о том, что определенному типу клеток свойственны ядра с определенным структурно-функциональным состоянием хроматина, а по нашему мнению, подтверждают его, поскольку из полученных данных следует, что если состояние хроматина ядер разноименных клеток обнаруживало некоторое сходство, то и выполняемые этими клетками функции тоже были сходны. Если же каждая клетка в зародышевом мешке занимает определенное положение и строго выполняет свою функцию, то и хроматин ядер одноименных клеток в зародышевых мешках разных видов в общих чертах обнаруживает определенное сходство, что, по-видимому, выработалось в процессе эволюции зародышевых мешков. Так, конденсация части хроматина в яйцеклетке способствовала, вероятно, выработке механизма, обеспечивающего нормальную генетическую структуру ядра и накопление всего необходимого для начальных стадий развития зиготы. Наличие диффузного хроматина в ядрах центральных клеток способствует, как отмечалось ранее (Хведынич и др., 1983), более быстрому прохождению процесса оплодотворения, вследствие чего образование эндосперма опережает развитие зародыша и тем самым создает базу для его формирования. Метаболически активные синергиды и антиподы обеспечивают жизнедеятельность оплодотворяемых клеток зародышевого мешка.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Банникова В. П., Хведынич О. А. Ранняя дифференциация ядер в зародышевых мешках *Nicotiana* // Цитология и генетика, 1969. Т. 3, № 3. С. 195—201. — *Банникова В. П., Хведынич О. А., Шпилевая С. П.* и др. Половые клетки у покрытосеменных и водорослей. Киев: Наук. думка, 1985. 220 с. — *Баранцева Л. М., Ермаков И. П.* Об изменении электрофоретического спектра белков при созревании яйцеклетки *Pinus sibirica* Du Tour // Вестн. МГУ. 1980. № 3. С. 25—27. — *Беляева Н. С.* К вопросу оплодотворения у хлопчатника // Изв. АН ТССР. Сер. биол. 1963. № 5. С. 39—45. — *Бланковская Т. Ф.* Цитохимическое изучение эмбриогенеза твердой пшеницы // Докл. Всесоюз. акад. с.-х. наук им. В. И. Ленина. 1964. № 1. С. 19—28. — *Василева О. А.* Изменение нуклеиновых кислот в ходе оплодотворения у гороха // ДАН СССР. 1954. Т. 95, № 1. С. 163—166. — *Власова Н. А.* Об оплодотворении и развитии зародыша у хлопчатника // Узб. биол. журн. 1967. № 3. С. 59—76. — *Георгиева И. Д.* Цитохимична характеристикана зародишната торбичка на *Lilium* // Генетика и селекция (НРБ). 1971. Т. 4, № 2. С. 129—137. — *Герасимова-Навашина Е. Н.* Оплодотворение как онтогенетический процесс // Бот. журн. 1957. Т. 42, № 11. С. 1654—1672. — *Гриф В. Г., Иванов В. Б.* Временные параметры митотического цикла у цветковых растений // Цитология. 1975. Т. 17, № 6. С. 694—717. — *Ермаков И. П., Баранцева Л. М., Матвеева И. П.* Структура ядра развивающегося архегония и проэмбрио *Pinus sibiriса* Du Tour // Онтогенез. 1982. Т. 13, № 6. С. 611—622. — *Коробова С. Н.* О ходе оплодотворения у кукурузы (*Zea mays* L.) // ДАН СССР. 1959. Т. 127, № 4. С. 921—924. — *Моисеев В. Л., Лихтенштейн А. В., Шапот В. С.* Выявление и характеристика сверхстабильных молекул // Молекулярная биология. 1982. Т. 16, вып. 4. С. 745—751. — *Сердюк Л. С., Конарев В. Г.* Флуоресцентный анализ структурного состояния ДНК в ядре // Клеточное ядро и его ультраструктура. М.: Наука, 1970. С. 235—238. — *Сердюк Л. С., Хведынич О. А., Банникова В. П.* Изучение функционального состояния нуклеиновых кислот ядер сливающихся гамет табака // ДАН СССР. 1978. Т. 241, № 3. С. 730—732. — *Фурсов В. И.* Динамика нуклеиновых кислот в онтогенезе цветка и зерновки пшеницы // Биология нуклеинового обмена у растений. М.: Наука, 1964. С. 100—102. — *Хвединич О. О., Банникова В. П., Сердюк Л. С.* Цитохімічне дослідження зародкового мішка *Nicotiana tabacum* L. // Укр. ботан. журн. 1981. Т. 38, № 6. С. 18—21. — *Хведынич О. А., Банникова В. П., Сердюк Л. С.* Физико-химическое состояние ядер яйцеклеток перед оплодотворением // Тез. докл. VII съезда ВБО (Донецк, май, 1983 г.). Л.: Наука, 1983. С. 271. — *Хведынич О. А., Сердюк Л. С.* Цитохимическое исследование зародышевого мешка подснежника // Морфофункциональные аспекты развития женских генеративных структур семенных растений: Материалы Всесоюз. симпоз., Телави, 12—14 ноября 1984 г. Телави, 1984. С. 64—65. — *Alvarez M. R., Sagava J. A.* A histochemical study of embryo sac development in *Vanda* (*Orchidaceae*) // Caryologia. 1965. Vol. 18, N 2. P. 241—249. — *Bannikova V. P.* Development feature of female gametophyte of *Nicotiana* // Colloque sur les aspectes cytologyques des gametogenesis femalles et malles dierz les cormofites. Reims, 1971. P. 73—74. — *Bhandari N. N., Soman P., Bhagava M.* Histochemical studies on the female gametophyte of *Argemone mexicana* L. // Cytologia. 1980. Vol. 45, N 1/2. P. 281—291. — *Cass D. D.* Occurrence and development of filiform apparatus in the egg of *Plumbago capensis* // Amer. J. Bot. 1972. Vol. 59, N 3. P. 279—283. — *Essad S., Vallade L., Cornu A.* Variations interphasiques de la teneur en DNA et du volume nucleaires du zygote de *Petunia hybrida*. Consequences metaboliques // Caryologia. 1975. Vol. 28, N 2. P. 207—224. — *Johri B. M., Bhathagar S. P.* Some histochemical and ultrastructural aspects of female gametofyte and fertilization in Angiosperms // Caryologia. 1973. Vol. 25, N 1. P. 1—25. — *King D. W., Barnhisel M. L.* Synthesis of RNA in mammalien cells during mitosis and interfase // J. Cell. Biol. 1967. Vol. 33, N 2. P. 265—272. — *Malick C. P., Vermani S.* Physiology of sexual reproduction: a histochemical study of the embryo sac development in *Zephyrantes rosea* and *Lagenaria vulgaris* // Acta histochem. 1975. N 2. P. 244—280. — *Mericle L. W., Mericle R. P.* Nuclear DNA complement in proembryos of barley // Mutat. Res. 1970. N 10. P. 515—518. — *Panchaksharappa M. G., Syamasundar J.* A cytochemical study of ovule development in *Dipcadi montanum* Dalz. // Cytologia. 1975. Vol. 40, N 1. P. 141—149. — *Prasad K.* Histochemistri of anther and ovule in *Farsetia hamiltonii* Royle and *Eruca sativa* Mill. (*Cruciferae*) // J. Indian Bot. Soc. 1977. Vol. 56, N 1. P. 90—99. — *Pritchard H. N.* A cytochemical study of embryo sac development in *Stellaria media* // Amer. J. Bot. 1964. Vol. 51, N 4. P. 371—378. — *Schulz S. R., Jensen W. A.* Capsella embryogenesis: the egg, zigote and young embryo // Amer. J. Bot. 1968. Vol. 55, N 7. P. 807—819. — *Sehgal C. B., Gifford E. M.* Developmental and histochemical studies of the ovules of *Nicotiana rustica* L. // Bot. Gaz. 1979. Vol. 140, N 2. P. 469—489. — *Vijayaraghavan M. R., Bhatt U.* Synergids and antipodal cells in *Ranunculus sceleratus* Linn. // Proc. Indian Acad. Sci. B. 1980. Vol. 46, N 5. P. 675—680. — *Woodcock C. L., Bell P. R.* The distribution of desoxyribonucleic acid in the female gametophyte of *Myosurus minimus* // Histochemical. 1968. N 12. P. 289—301.

Институт ботаники АН УССР,
Киев.

Поступило 18 VIII 1987.

УДК 576.3 : 582.572.2 (479.25) Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 11

З. В. Болховских

ЦИТОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ НЕСКОЛЬКИХ ПОПУЛЯЦИЙ *ORNITHOGALUM OBCONICUM* (*LILIACEAE*) С ТЕРРИТОРИИ АРМЯНСКОЙ ССР

Z. V. BOLKHOVSKIKH. CYTOLOGICAL INVESTIGATION OF SOME POPULATIONS OF *ORNITHOGALUM OBCONICUM* (*LILIACEAE*) FROM THE TERRITORY OF THE ARMENIAN SSR

При изучении растений из трех природных популяций *Ornithogalum obconicum* с территории Армянской ССР установлены хромосомные числа 2n=14, 2n=14+1B, 2n=14+6B. B-хромосомы гетерохроматиновые, они оказывают влияние на толщину и объем A-хромосом, на различие в содержании ДНК ядра между популяциями. Разница в количестве ДНК на единицу объема A- и B-хромосом, по-видимому, объясняется разной степенью спирализации.

На основании морфологического и кариологического изучения природных популяций кавказских птицемлечников Н. Д. Агаповой (1966, 1967) был описан самостоятельный вид *Ornithogalum obconicum* (Zahar.) Agap. Настоящая работа посвящена цитологическому исследованию трех популяций этого вида из разных мест обитания в Армянской ССР. Наше внимание было обращено на кариологию этих популяций и взаимоотношения между размером хромосом набора и содержанием ядерной ДНК.

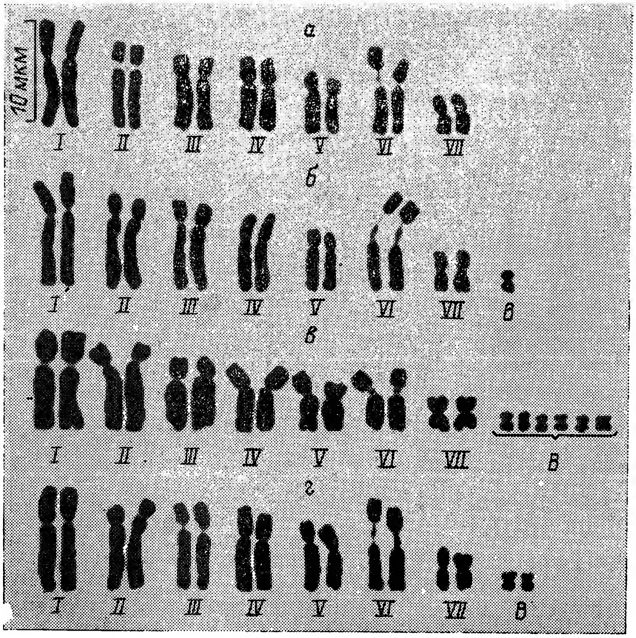
Материал и методика

Материал *Ornithogalum obconicum* (Zahar.) Agap. был собран Н. Д. Агаповой и любезно предоставлен для данного исследования. Растения брались из мест их естественного произрастания на территории Армянской ССР: Хосров (на высоте 2100 м над ур. м.) — коллекционный № 178, склон горы у монастыря Аменапркич — коллекционный № 200, Гехард (вблизи Еревана на высоте 1500—1800 м над ур. м.) — коллекционный № 175.

Изучение морфологии хромосом проводилось по общепринятой методике в клетках меристемы корней от луковиц, проращивавшихся в оранжерее.

Для морфометрических исследований хромосом кончики корней после предварительной обработки водными растворами 0.25%-ного колхицина и 0.002 М оксихинолина (Агапова, 1985) фиксировали в смеси Батталья, состоящей из 5 частей 96%-ного этилового спирта, 1 части формалина, 1 части хлороформа и 1 части ледяной уксусной кислоты (Battaglia, 1957). Одновременно производилась фиксация материала для фотометрического определения количества ДНК в смеси 100%-ного этилового спирта и ледяной уксусной кислоты (3 : 1) в течение 24 ч в холодильнике без предварительной обработки. Кончики корней после 35-минутного холодного гидролиза в 5 н HCl при комнатной температуре (20—22 °C) окрашивали по Фельгену (Пешков, 1949). Использование целых кончиков корней для окраски по Фельгену и последующих цитофотометрических исследований не вызывает сомнения: на примере гораздо более толстых корней *Trillium* доказана равномерность окрашивания клеток и практически одинаковое количество ДНК в профазных ядрах во всех слоях меристемы (Гриф и др., 1980). Из окрашенных кончиков корней готовили давленые препараты с помощью сухого льда, промывали, обезвоживали и заключали в нейтральный канадский бальзам.

Длину хромосом и толщину хроматид измеряли на фотографиях (не менее 10 метафазных пластинок). Общий объем хромосом устанавливали, допуская, что хроматиды цилиндрические. Фотометрические измерения выполняли на



Диплоидные наборы хромосом популяций *Ornithogalum obconicum* (Армянская ССР).

а — $2n=14$ (Хосров), *б* — $2n=14+1B$ (склон горы у монастыря Аменапркич), *в* — $2n=14+6B$ (Гехард), *г* — $2n=14+2B$ (сеянцы от растений с $2n=14+6B$).

профазных ядрах (4С) с помощью сканирующего микроскопа-фотометра SMP-01 фирмы Opton. Подробное описание методики цитологического исследования дается в статье З. В. Болховских и Т. В. Александровой (1988).

Результаты и обсуждение

Кариологическое изучение популяций *Ornithogalum obconicum* показало, что основной набор хромосом $2n=14$. Это 5 пар субметацентрических хромосом с разным соотношением плеч, одна пара малых метацентрических и одна пара телоцентрических хромосом со спутниками. Спутники у всех изученных нами популяций одинаковой формы и размера; толщина их равна толщине хромосом, а длина 2.2—2.3 мкм составляет примерно $^1/_2$ длинного плеча хромосомы (см. рисунок, *а—г*; табл. 1).

В двух популяциях были обнаружены добавочные хромосомы (В-хромосомы). У растений со склона горы у монастыря Аменапркич (кол. № 200) — одна В-хромосома, растения из Гехарда (кол. № 175) имели шесть В-хромосом. Эти добавочные хромосомы легко отличимы и мельче самых малых хромосом основного набора (А-хромосом). Это однотипные метацентрические хромосомы, составляющие примерно половину длины наименьшей хромосомы основного набора, в среднем 2.3 мкм (см. рисунок, *б*, *в*; табл. 1).

Полученные нами данные довольно близки к сообщенным некоторыми исследователями. Так, например, В-хромосомы у некоторых злаков составляют $^1/_5$—$^1/_2$ длины наименьшей хромосомы основного набора, или аутосомы (Bosemark, 1957), а у *Crepis pannonica* — $^1/_3$ длины, или 2.6 мкм (Назарова, 1970).

Следует отметить, что наблюдаемая однотипность В-хромосом по размеру и морфологии в изученных нами популяциях *Ornithogalum obconicum* говорит в пользу того, что эти добавочные хромосомы возникли в результате одинакового типа хромосомных перестроек.

ТАБЛИЦА 1

Параметры хромосомных наборов популяций *Ornithogalum obconicum*

№ и тип хромосомы	2n = 14		2n = 14 + 1B		2n = 14 + 6B		2n = 14 + 2B	
	длина хромосомы, мкм	I^c	длина хромосомы, мкм	I^c	длина хромосомы, мкм	I^c	длина хромосомы, мкм	I^c
I. Субметацентрическая	10.5	35.0	10.3	34.5	9.8	34.8	10.0	35.0
II. Субметацентрическая	8.7	25.6	9.0	26.0	9.0	26.0	9.0	23.0
III. Субметацентрическая	8.3	30.1	8.5	28.6	8.2	29.0	8.0	28.5
IV. Субметацентрическая	7.5	32.5	7.6	33.3	7.6	35.7	7.5	36.0
V. Субметацентрическая	6.0	33.2	5.9	32.2	6.0	36.0	6.0	34.0
VI. Телоцентрическая — спутничная	4.4 (+2.3)*	—	4.4 (+2.3)*	—	3.7 (+2.2)*	—	4.4 (+2.3)*	—
VII. Метацентрическая	4.3	50.0	4.3	50.0	3.8	50.0	4.0	50.0
В-хромосома	—	—	2.3	50.0	2.2	50.0	2.1	50.0

Примечание. I^c — центромерный индекс, %. Звездочкой отмечена длина спутника.

Обнаруженное нами у одной из популяций *O. obconicum* соматическое число хромосом 2n=14 позволяет утверждать, что это основной набор хромосом для данного вида. Установленные ранее Агаповой (1966, 1967) для ряда популяций этого вида из других естественных местообитаний числа хромосом 2n=16, 17, 18 совершенно верно (хотя и предположительно) автором объясняются наличием в хромосомном наборе добавочных хромосом.

Итак, на основании исследования материала из Армении можно сказать, что популяции *O. obconicum* содержат 14 аутосом и разное число добавочных хромосом. При этом число В-хромосом постоянно как в пределах одного растения, так и в разных растениях одной популяции.

Постоянство В-хромосом указывает на то, что эти добавочные хромосомы устойчивы во время клеточного цикла и наследуются в постоянной и неизменяющейся форме наряду с А-хромосомами.

Исследования последних лет показали, что В-хромосомы могут оказывать влияние на продолжительность митотического цикла, а также на некоторые морфологические параметры метафазных хромосом. Как правило, с увеличением числа В-хромосом увеличивается продолжительность митотического цикла (Ayonoadu, Rees, 1968; Rees, Jones, 1972). У ржи, например, время нормального митотического цикла 12.75 ч, но у растений с 4 В-хромосомами продолжительность митотического цикла увеличивается до 16.71 ч, т. е. примерно на 25 % (Ayonoadu, Rees, 1968; John, Jones, 1970). Было показано, что имеется значительное изменение размера хромосом основного набора (А-хромосом) в присутствии В-хромосом. Так, в метафазе делящихся клеток меристемы кончиков корней ржи средний объем А-хромосом у растений с 8 В-хромосомами на 5 % больше, чем у растений без В-хромосом (Jones, Rees, 1968). Поэтому представляло интерес выяснить, оказывают ли влияние В-хромосомы на изменение размера хромосом основного набора в исследуемых нами популяциях *O. obconicum*.

Средние суммарные размеры хромосом представлены в табл. 2. Из ее данных видно, что суммарная длина А-хромосом мало различается у изученных популяций. Однако имеются различия в толщине и объеме этих хромосом между растениями с 2n=14, 2n=14+1B, 2n=14+6B. При этом А-хромосомы у растений с 6 В-хромосомами в наборе значительно толще, чем при отсутствии добавочных хромосом, что видно из данных табл. 2 и на рисунке (*в*). Результаты по объему хромосом в каждой из трех популяций ясно показывают, что в присутствии добавочных хромосом объем основного набора хромосом увеличи-

ТАБЛИЦА 2

Размер хромосом и содержание ДНК в клетках меристемы кончиков корней у растений популяций *Ornithogalum obconicum*

Кол. №	Число хромосом 2n	Длина хромосом набора, мкм, $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$		Средний диаметр хроматиды, мкм, $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	
		A	B	A	B
178	14	103.97±3.55	—	0.75±0.017	—
200	14+1B	104.41±3.16	2.28±0.13	0.76±0.022	0.72±0.020
175	14+6B	100.60±4.20	13.44±0.29	0.81±0.026	0.72±0.017
196	14+2B	102.24±3.37	4.46±0.08	0.78±0.020	0.72±0.020

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Кол. №	Число хромосом 2n	Объем хромосом набора, мкм^3, $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$		Содержание ДНК, пг				
				на ядро (4C) $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	на хромосомы		на единицу объема хромосомы, мкм^3	
		A	B		A	B	A	B
178	14	90.63±3.70	—	32.10±0.27	32.10	—	0.35	—
200	14+1B	94.68±2.58	1.86±0.07	32.86±0.24	32.14	0.72	0.32	0.39
175	14+6B	103.63±3.06	10.94±0.48	36.40±0.18	32.08	4.32	0.31	0.40
196	14+2B	98.30±3.01	3.41±0.07	33.60±0.27	32.16	1.44	0.33	0.42

Примечание. А — аутосомы (хромосомы основного набора), В — добавочные хромосомы.

вается. Наличие 6 В-хромосом оказывает уже заметное влияние на размер А-хромосом, увеличивая их объем на 14.3 % по сравнению с растениями без добавочных хромосом. Это согласуется с данными R. Jones и H. Rees (1968) для ржи, у которой В-хромосомы каким-то образом также заметно влияют на размер хромосом основного набора.

Сравнение размера хромосом основного набора и добавочных показало, что одна В-хромосома представляет примерно 2.0 % от длины и объема 14 А-хромосом и это значение постоянно для популяций с 1 и 6 В-хромосомами.

Хотя количество ДНК на геном обычно постоянно для данного вида, известны многочисленные исключения из этого правила, одним из которых является наличие добавочных хромосом. Присутствие В-хромосом в наборе приводит к количественной изменчивости в содержании ДНК на ядро. При этом количество ДНК находится в прямой зависимости от числа В-хромосом (Jones, Rees, 1968; Kirk, Jones, 1970). Часто на добавочные хромосомы приходится значительная доля ДНК. Так, например, у растений кукурузы в 5 В-хромосомах представлено 21.5 % всей ДНК ядра (Ayonoadu, Rees, 1971).

Принимая во внимание имеющиеся в литературе сведения, можно предполагать, что добавление В-хромосом к основному соматическому набору хромосом *Ornithogalum* должно сопровождаться увеличением количества ядерной ДНК и изменчивость в содержании ДНК на ядро должна зависеть от числа присутствующих В-хромосом.

Данные, представленные в табл. 2, совершенно четко показывают, что имеется прямая зависимость между количеством ядерной ДНК и числом В-хромосом в исследованных нами популяциях *O. obconicum*. Добавление 1 В-хромосомы прибавляет 0.72 пг ДНК (или 2.22 %) к основному количеству (без В-хромосом), а 6 В-хромосом — 4.32 пг (или 13.35 %). Таким образом, содержание ДНК хромосом основного набора (А-хромосом) у растений изученных нами популяций *O. obconicum* одинаково, а общее количество ДНК на ядро увеличивается пропорционально числу добавочных хромосом. Полученные нами результаты согласуются с ранее полученными данными других авторов для ржи и кукурузы (Jones, Rees, 1968; Kirk, Jones, 1970; Ayonoadu, Rees, 1971).

Далее было интересно проследить, как распределяется ДНК между А- и В-хромосомами. Это можно узнать, определив количество ДНК на объем метафазных хромосом.

В табл. 2 приводятся данные о количестве ДНК на единицу объема А- и В-хромосом исследованных нами популяций *O. obconicum*. Во всех случаях можно видеть, что В-хромосомы в среднем содержат в 1.3 раза больше ДНК на единицу объема по сравнению с А-хромосомами. Наши результаты согласуются с литературными данными. Так, В-хромосомы ржи содержали в 1.5 раза больше ДНК, чем А-хромосомы (Jones, Rees, 1968). У *Picea glauca* при наличии добавочных хромосом в кариотипе также наблюдалось увеличение объема хромосом основного набора и соответственно уменьшение содержания ДНК на единицу объема А хромосом (Teoh, Rees, 1976). Повышенную плотность ДНК в В-хромосомах Jones и Rees (1968) предположительно объясняют более высокой спирализацией.

Таким образом, наши данные свидетельствуют о том, что В-хромосомы в метафазе митоза обладают структурной организацией, отличной от А-хромосом. В-хромосомы обладают повышенной плотностью ДНК по сравнению с А-хромосомами. Конечно, еще недостаточно данных, чтобы объяснить эту разницу, но, скорее всего, она происходит по причине различия в способе спирализации этих двух типов хромосом.

То, что у изученных нами популяций *O. obconicum* В-хромосомы остаются конденсированными в виде крупных хромоцентров в интерфазных ядрах и число их точно соответствует количеству В-хромосом, указывает на гетерохроматиновую их природу.

Принимая во внимание, что добавочные хромосомы *O. obconicum* гетерохроматиновые, не должна вызывать удивление более высокая плотность ДНК в них, так как существует прямая зависимость между содержанием ДНК и гетерохроматином: концентрация ДНК выше в гетерохроматине, чем в эухроматине (Lima-de-Faria, 1959; Nagl, 1972; Nagl, Ehrendorfer, 1974).

Пока еще трудно объяснить полученные нами результаты, но возможно, что плотная спирализация хроматина В-хромосом обязана гистонам гетерохроматина, которые богаты лизином. Во всяком случае, экспериментально доказано, что лизин способствует более плотной спирализации хроматина (Littau et al., 1965).

Анализируя встречаемость В-хромосом у высших растений, Н. А. Чуксанова (1971) выдвинула гипотезу, что гетерохроматиновая система является одним из свойств кариотипа, обеспечивающих возможности изменчивости видов, их популяций. Полученные нами данные также позволяют предполагать, что число гетерохроматиновых добавочных хромосом может варьировать в зависимости от условий среды. Так, при выращивании сеянцев от растений с 2n=14+6B в оранжерее в условиях Ленинграда, которые менее благоприятны для роста, чем в природе, наблюдалась потеря добавочных хромосом. В результате все исследованные нами сеянцы имели 2n=14+2B. Число хромоцентров в интерфазных ядрах у них было 2 и полностью соответствовало количеству В-хромосом. Сохранение в интерфазных ядрах крупных хромоцентров указывает на то, что добавочные хромосомы остаются в спирализованном состоянии. По-видимому, у *O. obconicum* В-хромосомы сохраняются в наибольшем числе в условиях, наиболее благоприятных для роста и выживания вида, как и было показано экспериментально для ряда растений (Rees, Hutchinson, 1973; Jones, Rees, 1982). В неблагоприятных же условиях добавочные хромосомы могут теряться без ущерба для жизнедеятельности организма (Jones, Rees, 1968; Rees, Ayonoadu, 1973; Rees, Hutchinson, 1973).

Итак, исследования трех популяций *O. obconicum* показали, что все они обладают основным набором хромосом 2n=14 с основным числом x=7. Изменчивость соматического числа хромосом обусловлена присутствием разного числа добавочных хромосом в наборе. Число В-хромосом постоянно для исследованных растений и соответствует числу хромоцентров в интерфазных ядрах. У сеянцев от растений с 2n=14+6B, выращенных в условиях Ленинграда, отмечена элиминация добавочных хромосом. В-хромосомы оказывают влияние на толщину и объем А-хромосом и на содержание ядерной ДНК. Плотность ДНК в добавочных хромосомах в 1.3 раза выше по сравнению с А-хромосомами, что, возможно, связано с более плотной спирализацией В-хромосом. Варьирование же числа В-хромосом в популяциях *O. obconicum* наводит на мысль об их адаптивном значении.

В заключение считаю своим долгом выразить благодарность Н. Д. Агаповой за предоставленную мне возможность работать с коллекцией и Т. В. Александровой за помощь в работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агапова Н. Д. К вопросу о кавказском «*Ornithogalum pyrenaicum*» // Бот. журн. 1966. Т. 51, № 9. С. 1311—1315. — *Агапова Н. Д.* Дополнительные данные к кариосистематике кавказских видов рода *Ornithogalum* // Бот. журн. 1967. Т. 52, № 12. С. 1750—1756. — *Агапова Н. Д.* Что такое *Ornithogalum melancholicum* (*Liliaceae*)? // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 11. С. 1481—1484. — *Болховских З. В., Александрова Т. В.* Содержание ДНК и кариологические особенности трех близких видов рода *Ornithogalum* (*Liliaceae*) // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 5. С. 631—640. — *Гриф В. Г., Валович Е. М., Лебедева Н. В.* Параметры митотического цикла у двух видов рода *Trillium* L. // Цитология. 1980. Т. 22. № 11. С. 1331—1338. — *Назарова Э. А.* В-Хромосомы *Crepis pannonica* (Jacq.) C. Koch // Генетика. 1970. Т. 6, № 2. С. 165—168. — *Пешков М. А.* Микробиологические методы исследования при инфекционных заболеваниях. М.: Медгиз, 1949. 170 с. — *Чуксанова Н. А.* Гетерохроматин в эволюции хромосом растений // Цитология. 1971. Т. 13, № 6. С. 776—783. — *Ayonoadu U., Rees H.* The regulation of mitosis by B-chromosomes in rye // Exp. Cell Res. 1968. Vol. 52, N 1. P. 284—290. — *Ayonoadu U., Rees H.* The effects of B-chromosomes on the nuclear phenotype in root meristems of maize // Heredity. 1971. Vol. 27, N 4. P. 365—383. — *Battaglia E.* A simplified Feulgen method using cold hydrolysis // Caryologia. 1957. Vol. 9, N 217. P. 372—373. — *Bosemark N.* Further studies on accessory chromosomes in grasses // Hereditas. 1957. Vol. 43, N 2. P. 236—297. — *John P. C. L., Jones R. N.* Molecular heterogeneity of soluble proteins and histones in relationship to the presence of B chromosomes in rye // Exp. Cell Res. 1970. Vol. 63, N 3. P. 271—276. — *Jones R., Rees H.* The influence of B-chromosomes upon the nuclear phenotype in rye // Chromosoma (Berl.). 1968. Bd 24, N 2. S. 158—176. — *Jones R. N., Rees H.* B-Chromosomes. Academic Press, London, 1982. 266 p. — *Kirk D., Jones R. N.* Nuclear genetic activity in B-chromosome rye in terms of the quantitative interrelationships between nuclear protein, nuclear RNA and histone // Chromosoma (Berl.). 1970. Bd 31, N 2. S. 241—254. — *Lima-de-Faria A.* Differential uptake of tritiated thymidine into hetero- and euchromatin in *Melanoplus* and Secale // Jour. Biophys. Biochem. Cytol. 1959. Vol. 6, N 3. P. 457—466. — *Littau V. C., Burdick C. J., Allfrey V. G., Mirsky A. E.* The role of histones in the maintenance of chromatin structure // Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. 1965. Vol. 54. P. 1204—1212. — *Nagl W.* Evidence of DNA amplification in the orchid *Cymbidium* in vitro // Cytobios. 1972. Vol. 5, N 18. P. 145—154. — *Nagl W., Ehrendorfer F.* DNA content, heterochromatin, mitotic index and growth in perennial and annual *Anthemidea* (*Asteraceae*) // Plant Syst. Evol. 1974. Vol. 123, N 1. P. 35—54. — *Rees H., Ayonoadu U.* B chromosome selection in rye // Theor. Appl. Genet. 1973. Vol. 43, N 3—4. P. 162—166. — *Rees H., Hutchinson J.* Nuclear DNA variation due to B chromosomes // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 1973. Vol. 38. P. 175—182. — *Rees H., Jones R. N.* The origin of the wide species variation in nuclear DNA content // Int. Rev. Cytol. 1972. Vol. 32, N 1. P. 53—93. — *Teoh S. B., Rees H.* Nuclear DNA amounts in populations of *Picea* and *Pinus* species // Heredity. 1976. Vol. 36, N 2. P. 123—137.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 25 IX 1986.

УДК 581.4.582.1 Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 11

Н. Г. Рытова

ОБРАЗОВАНИЕ ОТКРЫТЫХ СХИЗОГЕННЫХ ПОЛОСТЕЙ В ХОДЕ МОРФОГЕНЕЗА ЛИСТОВЫХ ЗАЧАТКОВ У ПАЛЬМ (ПО ПОВОДУ СТАТЕЙ D. R. KAPLAN С СОАВТОРАМИ, 1982 И N. G. DENGLER С СОАВТОРАМИ, 1982) [1]

N. G. RYTOVA. THE FORMATION OF THE OPEN SCHIZOGENIC SPLITS DURING EARLY MORPHOGENESIS OF PALM LEAF (CONCERNING THE WORKS OF D. R. KAPLAN ET AL., 1982 AND N. G. DENGLER ET AL., 1982)

Материалы статей D. R. Kaplan с соавторами (1982a, b) и N. G. Dengler с соавторами (1982) содержат, вопреки мнению авторов, косвенные и прямые доказательства образования открытых схизогенных полостей в ходе возникновения на гладком листовом зачатке у пальм складок — зачатков листочков будущего перистого или веерного листа. Авторы не приняли во внимание признаки, которые свидетельствуют об интенсивных периклинальных клеточных делениях в абаксиальных гребнях при заложении складок. Такими признаками являются изменение формы клеток в абаксиальных гребнях от удлиненной с антиклинальной длинной осью до изодиаметрической и уменьшение размера клеток. В то же время сохранение почти постоянного числа клеточных слоев в абаксиальных гребнях под бороздками (на чем основывают свои выводы авторы) свидетельствует о том, что процесс идущих здесь периклинальных клеточных делений уравновешивается процессом разъединения смежных клеток, т. е. образованием открытых схизогенных полостей (щелей), углубляющих борозды. Прямым доказательством начала образования щели в седловине между небольшими еще гребнями служит рис. 24 из работы Dengler с соавторами (1982): на микрофотографии листового зачатка видна щель между клетками протодермы, находящимися в неглубокой седловине.

На ряде примеров показано, что не только у пальм, но и у других растений заложение зачатков органов сопровождается образованием открытых схизогенных полостей по границе смежных зачатков.

Предложены методы, позволяющие устанавливать ход образования открытых схизогенных полостей у растений по уменьшению толщины основания зачатков органов в ходе их раннего морфогенеза и по изменению отношения длины свободных стенок клеток к их периметрам — у клеток протодермы, расположенных на границе смежных зачатков органов. Обсуждаются возможные механизмы образования схизогенных щелей и новообразования протодермы.

Впервые образование открытых схизогенных полостей у растений описал H. von Mohl (1845, цит. по: Kaplan et al., 1982a), который изучал развитие перистого листа пальм из гладкого вначале листового зачатка. С тех пор ведутся исследования и обсуждение этого явления. Мнения анатомов разделились. В «Анатомии семенных растений» К. Эзау пишет (1980 : 348): «Механизм образования складок в развивающемся пальмовом листе составляет предмет дискуссии. Некоторые исследователи предполагают, что дифференциальный маргинальный рост, сменяемый интеркалярным ростом, приводит к формированию чередующихся гребней и бороздок — комбинации, создающей эффект складчатости. Другие авторы считают, что образование складок происходит в результате расщепления ткани, т. е. разделения соседних клеточных рядов по срединной пластинке их оболочек». С точки зрения Эзау, «данные о наличии расщепления представляются довольно убедительными» (1969 : 403) и «вполне вероятно, что в сложном процессе развития листа участвуют оба процесса — и дифференциальный рост и разделение клеточных слоев» (1980 : 348).

Относительно недавно D. R. Kaplan, N. G. Dengler, R. E. Dengler заново исследовали развитие листовых зачатков у пальм и пришли к выводу, что образование складок вызвано только неравномерным ростом листовой пластинки (Kaplan et al., 1982a, b; Dengler et al., 1982). Между тем годом ранее вышла статья D. Padmanabhan с соавторами (1981), в которой показана роль механи-

---

[1] Статья дается в порядке обсуждения.

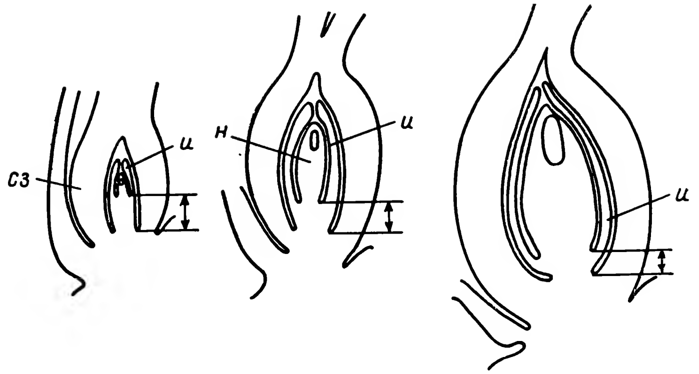


Рис. 1. Развитие завязи с семезачатком у *Myrica gale* (фрагм. рис. 9 по Вихиревой, 1957).
сз — стенка завязи, *и* — интегумент, *н* — нуцеллус. Стрелками показаны расстояния между наружной и внутренней сторонами основания интегумента.

ческих напряжений в формировании дополнительных складок на листовом зачатке пальм в убедительном эксперименте. Эта статья осталась неизвестной Kaplan с соавторами. Необходимо отметить, что Padmanabhan является автором нескольких публикаций, в которых он показал, что в образовании складок принимает участие сплитинг — расслоение клеточных слоев в углублениях на границе смежных зачатков листочков (Padmanabhan, 1967, 1973, и др.). Ранее к подобной же трактовке способа заложения складочек на листовом зачатке у пальм пришел A. J. Eames (1953).

Затянувшийся спор морфологов о механизмах образования складок на листовом зачатке у пальм касается основ современных представлений о механизмах морфогенеза у растений. В ходе дискуссии высказан и такой серьезный довод против участия расслоения ткани при образовании складок на листовом зачатке у пальм: если этот механизм морфогенеза существует, то он должен наблюдаться также у других растений.

С проблемой доказательства образования открытых схизогенных полостей в ходе морфогенеза зачатков органов у растений мне пришлось столкнуться в связи с изучением начальных этапов заложения боковых почек у злаков. Было установлено, что наблюдаемое на анатомических срезах перемещение оси симметрии апекса боковой почки из наклонного положения в вертикальное (при возникновении зачатка профилла) вызвано не физическим поворотом растущего апекса, а опусканием границы между апексом и спинкой профилла (Рытова, 1982). Однако доказать на анатомических препаратах расслоение ткани на границе апекса и зачатка профилла оказалось непросто. Сколько-нибудь глубокие разрывы протодермы на границе смежных зачатков наблюдать не удалось. Более того, клетки протодермы в «углах» между смежными зачатками тесно прижаты друг к другу и часто имеют характерную клиновидную форму. Протодерма в целом выглядит непрерывной.

Тем не менее анализ опубликованных анатомических картин развития различных органов у растений (рис. 1—3) свидетельствует об опускании границы между смежными зачатками в ходе их раннего морфогенеза, что подтверждает предположение о расслоении здесь ткани.[2]

Например, на серии продольных срезов завязи *Myrica gale* (Вихирева, 1957) можно видеть (рис. 1), что граница между нуцеллусом и интегументом, т. е. основание интегумента с адаксиальной стороны, постепенно приближается к границе интегумента со стенкой завязи, т. е. к основанию интегумента с абаксиальной стороны. В результате этого своеобразного перемещения по мере

---

[2] Авторы приводимых ниже анатомических рисунков это явление не рассматривали.

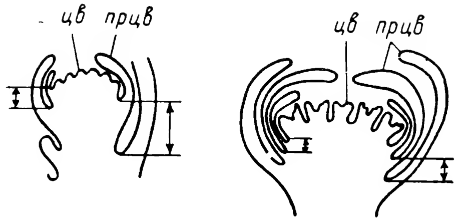


Рис. 2. Развитие соцветия *Lactuca sativa* (Jones, 1927, цит. по: Эсау, 1969, фрагм. рис. 172).

прцв — прицветники, *цв* — зачатки цветков. Стрелками показано расстояние между наружной и внутренней сторонами прицветника.

роста завязи толщина основания интегумента уменьшается. Создается впечатление, что основание интегумента отслаивается от нуцеллуса.

Подобные же изменения толщины основания прицветников можно видеть на продольных срезах зачаточных соцветий *Lactuca sativa* (*Compositae*) (рис. 2). В обоих примерах за точку отсчета, относительно которой наблюдается перемещение другой точки, приняты наружные основания зачатков интегумента и прилистника.

Другим примером расслоения ткани по границе смежных органов может служить процесс бифуркации апикальной меристемы побега у однодольного растения *Flagellaria indica* (Tomlinson, Posluszny, 1977), при котором возникают два новых апекса, дающие начало двум побегам. Это редкое у высших растений явление авторы иллюстрировали как обзорными микрофотографиями верхушечных меристем, так и микрофотографиями продольных анатомических срезов. Съемка общего вида апексов выполнена в спирте, что позволило использовать эти же верхушки побегов для изготовления продольных анатомических срезов. Каждый этап бифуркации апексов иллюстрирован достаточно полно морфологическими и анатомическими картинами. Авторы подчеркивают, что бифуркация апекса может начаться на любой стадии пластохрона. Поэтому степень бифуркации не связана с размерами апекса и листовых зачатков.

Кроме наблюдений и выводов, которые сделали авторы, материалы статьи позволяют показать явление отслоения сестринских апексов друг от друга.

На обзорных микрофотографиях апикальных меристем можно видеть кроме других последний листовой зачаток материнского апекса, который окружает оба сестринских апекса. На рис. 3 изображены контуры продольных анатомических срезов апексов, помещенные в систему координат. При этом проекция основания последнего общего листового зачатка (P_2) на срез совмещена с осью x, а перпендикуляр из точки a (на границе двух сестринских апексов) на ось x совмещен с осью y. Процесс бифуркации начинается с разрастания и уплощения в плоскости симметрии побега исходного изодиаметрического апекса (рис. 3, *I*, *II*). Затем появляются два новых апикальных центра. Вначале длина смежных сторон сестринских апексов составляет около половины длины их противоположных сторон (рис. 3, *III*, *IV*, $ab \simeq 1/2\ bc$). Граница смежных сторон сестринских апексов расположена значительно выше оси x. По мере завершения бифуркации длина смежных сторон сестринских апексов становится почти равной длине их противоположных сторон (рис. 3, V, $ab \simeq bc$), а граница между новыми апексами опускается ниже оси x. Очевидно, только процесс расслоения тканей может привести к опусканию границы между сестринскими апексами и одновременно к более быстрому удлинению их смежных сторон. Число подобных примеров можно увеличить.

Из рассмотренных примеров следует, что ранний морфогенез зачатков органов сопровождается помимо роста также отслоением их оснований друг от друга. В то же время протодерма в местах морфологически доказуемого расслоения тканей выглядит непрерывной, а в углах между зачатками клетки протодермы часто имеют своеобразную клиновидную форму.

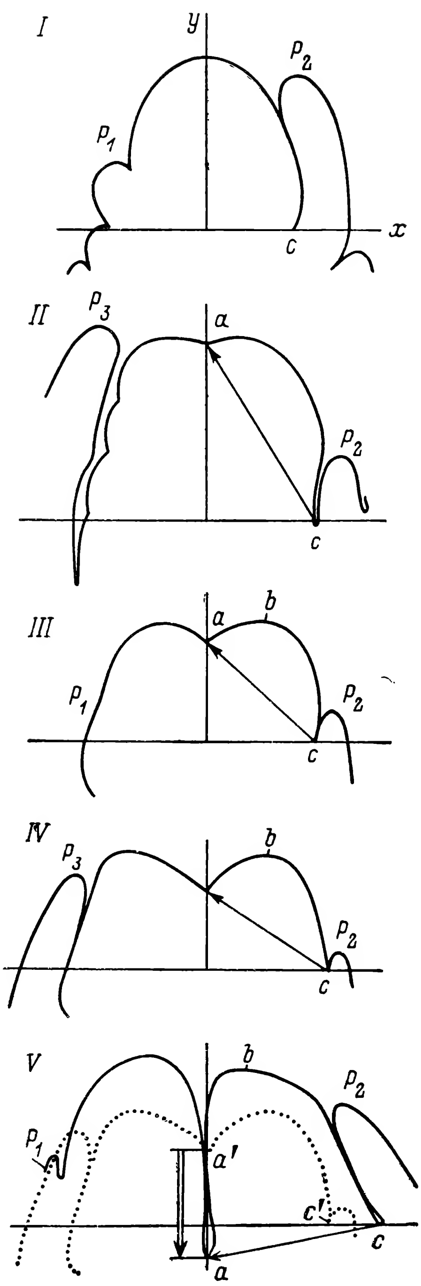


Рис. 3. Схема бифуркации апикальной меристемы побега у *Flagellaria indica* (по: Tomlinson, Posluszny, 1977: I — fig. 2, II — fig. 10, III — fig. 16, IV — fig. 20, V — fig. 24).

P_1 — листовой зачаток сестринского апекса; P_2, P_3 — листовые зачатки материнского апекса; *a* — граница между сестринскими апексами; *b* — верхушка сестринского апекса; *c* — пазуха листового зачатка P_2; линия со стрелкой — расстояние от пазухи зачатка листа P_2 до границы смежных сторон сестринских апексов в точке *a*; двойная линия со стрелкой — глубина расслоения ткани между сестринскими апексами, пунктирной линией обозначен контур апекса IV.

Морфологически видимые факты отделения друг от друга оснований зачатков органов заставляют еще раз поставить вопрос о механизме этого явления. Что происходит — простые механические разрывы протодермы и основной ткани на границе смежных зачатков или дифференциация зачатков органов связана с более сложными процессами, при которых протодерма в углах между смежными сторонами зачатков лишь производит впечатление цельной?

Анализ фактических данных, приведенных в статьях D. R. Kaplan с соавторами (1982a, b) и N. G. Dengler с соавторами (1982), позволяет ответить на этот вопрос. В техническом отношении эти статьи несомненно являются образцом современного анатомо-морфологического исследования. Три статьи объемом 78 страниц содержат более 100 иллюстраций в виде графиков, рисунков, микрофотографий различных морфологических и анатомических структур, выполненных с помощью сканирующего (СЭМ) и трансмиссионного (ТЭМ) электронных микроскопов и светового микроскопа. Особую ценность представляет подробное изложение истории вопроса.

Предметом исследования и обсуждения является механизм образования на первоначально гладкой поверхности листового зачатка у пальм складок — зачатков листочков: появляются ли складки только в результате неравномерного роста или при их образовании происходит расслоение меристематической ткани (рис. 4).

Трудность в выявлении процесса разъединения меристематической ткани заключается в том, что и разъединение клеток, и их деление идут одновременно. Оба процесса способствуют увеличению размеров гребней и соответственно углублению борозд между ними. Пытаясь разграничить действие этих двух механизмов морфогенеза, Dengler с соавторами применила количественные методы учета роста. Были выдвинуты следующие три предположения, подлежавшие экспериментальной проверке (Dengler et al., 1982 : 2988).

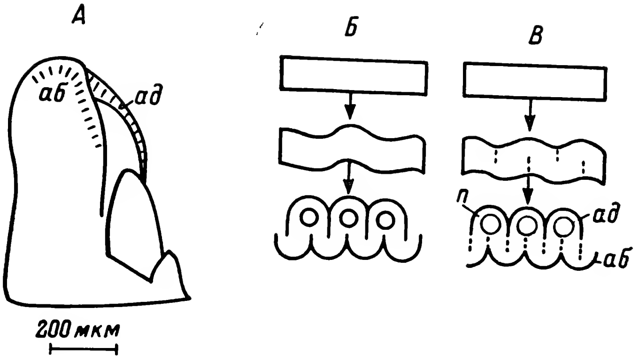


Рис. 4. Зачаток перистого листа пальмы *Chrysalidocarpus lutescens* и схемы заложения складок — зачатков листочков (фрагменты рис. 5 по: Dengler с соавт., 1982 и рис. 2 по: Kaplan с соавт., 1982*а*, с изменениями).

А — общий вид зачатка листа, *Б* — возникновение складок благодаря неравномерному росту (Kaplan et al., 1982a, Dengler et al., 1982 и др.), *В* — возникновение складок благодаря неравномерному росту и расслоению ткани в седловинах (Naumann, 1887, цит. по: Kaplan et al., 1982a, Padmanabhan, 1967, 1973 и др.). *аб* — абаксиальная складка, *ад* — адаксиальная складка, *п* — проводящий пучок листочка в адаксиальной складке. Пунктиром обозначены схизогенные щели.

Если складки образуются только в результате дифференциального роста, то можно ожидать увеличения числа клеточных слоев между адаксиальной и абаксиальной протодермами под местами образования бороздок (рис. 5).

Если при образовании складок возникают внешние или внутренние щели, то можно ожидать уменьшения числа слоев клеток там же.

Если расщепление во время формирования бороздок компенсируется делениями клеток в соответствующем гребне и при этом число клеток не изменяется, то можно думать, что будут видны определенные гистологические картины, указывающие на эти процессы.

Для проверки выдвинутых предположений выполнены кропотливые измерения числа слоев клеток в складках и размеров клеток, слагающих эти слои, у листовых зачатков длиной от 1 до 7 мм, данные приведены в виде графиков (рис. 18—23 цитируемой работы).

Рассмотрим здесь только данные о формировании абаксиальных гребней и связанных с ними адаксиальных бороздок (рис. 5). В адаксиальных гребнях формируются прокамбиальные пучки листочков и число слоев клеток увеличивается с 5 до 13.

По мнению авторов, у листовых зачатков длиной от 1 до 7 мм число слоев клеток в абаксиальных гребнях постоянно и равно 5. Кроме того, слои клеток в абаксиальных гребнях имеют, с точки зрения авторов, неизменную гистологическую организацию. Оба эти факта отклоняют гипотезу об образовании схизогенных полостей при возникновении складок на гладком листовом зачатке у пальм (с. 2993). Доказательством неизменной гистологической организации абаксиальных гребней служат, с точки зрения авторов, гистологические картины, представленные на рис. *7*, *8*, *9* и *12*. Рассмотрим фрагменты этих рисунков (рис. 5). Можно видеть, что число клеток в абаксиальных гребнях у листовых зачатков разного возраста действительно равно 5. Однако толщина этих 5 слоев клеток уменьшается по мере роста листовых зачатков, что связано с уменьшением размеров клеток. Это подтверждают и авторы на с. 2980: «Клетки в зоне абаксиальных гребней более сильно окрашены и, видимо, делятся более активно. До удлинения и вакуолизации этих клеток наблюдается уменьшение их среднего размера в начале образования складок». Подчеркнем, что клетки делятся не только антиклинально, но и периклинально. О последнем свидетельствуют как прямые картины периклинальных делений, так и изменение формы клеток.

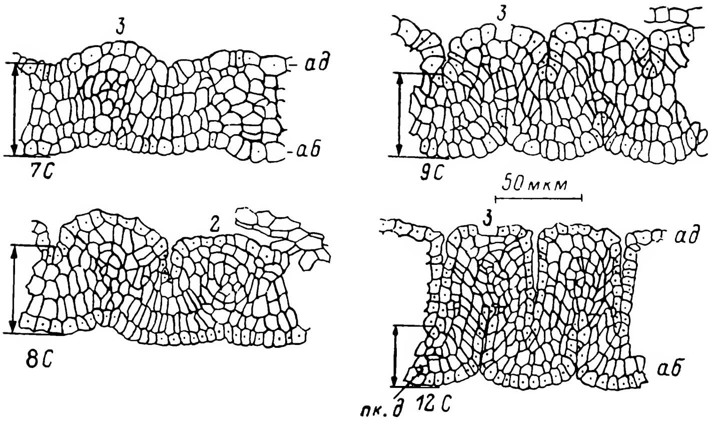


Рис. 5. Срезы в области складок на расстоянии 58—64 мкм от края листовых пластинок у листовых зачатков пальмы длиной 1 мм (7*C*, 8*C*), 1.25 мм (9*C*) и 2 мм (12*C*) (фрагменты fig. 7, 8 9, 12 по: Dengler et al, 1982, с дополнениями).

Точками выделены клетки протодермы, линией со стрелками показана толщина листовой пластинки в области гребня абаксиальной складки, *пк. д* — периклинальное деление в области гребня абаксиальной складки, *2*, *3* — порядковый номер складок. Остальные обозначения те же, что и на рис. 4.

Из удлиненных с антиклинально ориентированными длинными осями клетки становятся почти изодиаметрическими. Однако ожидаемого при периклинальных делениях увеличения числа слоев клеток не происходит. Этот факт является косвенным доказательством того, что одновременно с периклинальными делениями клеток в гребнях идет процесс расслоения стенок смежных клеток под щелью и углубление щели.

Этот вывод подтверждают и данные подсчетов числа слоев клеток в абаксиальных гребнях у листовых зачатков длиной 1—2.5 мм, т. е. при заложении складок. Как можно видеть на рис. 6, число слоев клеток не является постоянным, как утверждают авторы, а напротив, колеблется от 5 до 7. На этом основании на рис. 6 можно выделить период собственно заложения складок, который сопровождается периклинальными делениями клеток в гребнях, образованием и углублением щели благодаря расслоению стенок смежных клеток основной ткани, расположенных по ходу образования щели. И только у листовых зачатков длиной около 3 мм число слоев клеток в абаксиальных гребнях становится равным 6 и далее не изменяется. Заложение складок на этом завершается. Рост складок — зачатков листочков — продолжается.

Таким образом, рассмотрение только одного количественного показателя — среднего числа слоев клеток в абаксиальных гребнях без учета колебаний в числе клеток, а также изменений в размерах и форме клеток, слагающих эти клеточные слои, — не может служить основанием для вывода о неизменной гистологической организации складок и, следовательно, об отсутствии схизогенного углубления бороздок.

В статье Dengler с соавторами (1982) приведены также данные, которые, на мой взгляд, являются прямым доказательством образования открытых схизогенных полостей. Рассмотрим эти данные. Как уже упоминалось, первые

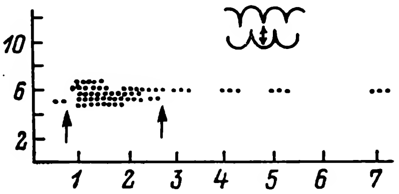


Рис. 6. Число слоев клеток в абаксиальной складке у листовых зачатков разной длины (по: Dengler et al., 1982, fig. 22B, с дополнением).

По оси абсцисс — длина листовых зачатков, мм; по оси ординат — число слоев клеток. Стрелки указывают начало и конец заложения складок.

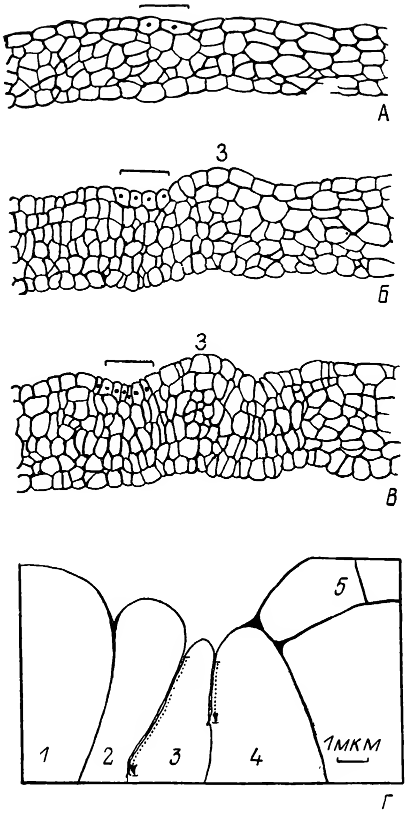


Рис. 7. Срезы через одну и ту же складку на разном расстоянии от края листового зачатка длиной 1 мм (*А*, *Б*, *В*) (по: Dengler et al., 1982, fig. 7 *A*, *B*, *C*) и начало образования схизогенной щели у листового зачатка пальмы длиной 1.25 мм (*Г*) (по: Dengler et al., 1982, fig. 24).

Точками и цифрами *1*—*5* обозначены клетки протодермы в седловинах (при разном увеличении срезов), линейка над седловиной — 25 мкм, пунктирной линией со стрелкой показана глубина расслоения стенок смежных клеток протодермы в седловине.

признаки образования складок появляются у листовых зачатков длиной чуть более 1 мм. Сначала складки имеют вид волнообразных изгибов вдоль края зачаточной листовой пластинки (рис. 4 и 7). В пределах одной и той же складки, от одного ее конца, где углубление еще не выражено (рис. 7, *А*), к средней части, где бороздка выражена (рис. 7, *В*), наблюдаются постепенные изменения в числе и форме клеток протодермы (см. таблицу). Число клеток протодермы на единицу длины среза увеличивается с 1.8 до 6.0 клеток. Форма клеток изменяется от прямоугольной с широким основанием (рис. 7, *А*) до квадратной (рис. 7, *Б*) и далее до прямоугольной, но с узким основанием. Все эти изменения свидетельствуют о том, что развитие бороздки сопровождается антиклинальными делениями клеток протодермы, а не простым их сжатием разрастающимися гребнями, хотя клетки в борозде явно испытывают боковое давление. О боковом давлении свидетельствует выпуклая форма наружной стенки клеток и форма самих клеток, более узкая и вытянутая, чем у клеток протодермы на гребнях.

Изменение формы и размеров клеток протодермы по мере образования бороздки (по рис. 7, *A*—*C* из статьи Dengler et al., 1982)

№ рисунка	Форма́ клетки протодермы	Число клеток на 25 мкм длины поверхности среза	Длина периметра клетки, мкм	Длина наружной стенки клетки протодермы	
				мкм	% от длины периметра
7, *A*	▭	1.8	38.8	13.9	35.8
7, *B*	□	3.8	27.8	7.6	27.4
7, *C*	▯	6.0	24.1	3.3	13.7

В начале развития складок антиклинальные стенки клеток протодермы соединены до самой поверхности как в понижениях между гребнями листового зачатка, так и на гребнях (рис. 7, *А*—*В*). По мере роста листового зачатка и развития гребней и бороздок граница между сжатыми в бороздах клетками протодермы постепенно перемещается от поверхности в глубь зачатка и между клетками образуется щель. Точное положение границы между смежными клетками протодермы в борозде у листового зачатка длиной 1.25 мм можно видеть на рис. 7, *Г*. На склонах соседних гребней антиклинальные стенки клеток протодермы (рис. 7, *Г*, *1* и *2*, *4* и *5*) соединены на всем протяжении до самой поверхности зачатка. В борозде же антиклинальные стенки клеток протодермы (рис. 7, *Г*, *2* и *3*, *3* и *4*), напротив, разъединены на большом протяжении глубокой щелью. Подобная щель между клетками снаружи выглядит как надсечка в углублении на слегка волнистой поверхности пластинки листового зачатка. Появление таких щелей в неглубоких седловинах давало и дает основание морфологам утверждать, что при заложении складок помимо неравномерного роста, ведущего к образованию волнистой поверхности, происходит расслоение ткани в седловинах (рис. 4, *В*). По этой же причине нет картин постепенного сближения гребней.

Положение границы между смежными клетками протодермы — fig. 24, Dengler et al., 1982 — служит, на мой взгляд, прямым доказательством начала образования схизогенной щели в седловине.

Таким образом, из 3 положений, выдвинутых авторами для исследования и приведенных выше, можно согласиться только с последним: сохранение почти постоянного числа клеточных слоев в абаксиальных гребнях при периклинальных клеточных делениях, происходящих здесь, свидетельствует о процессе, который уравновешивает периклинальные клеточные деления, а именно — о процессе разъединения клеток и образования схизогенных щелей, углубляющих бороздки. В результате действия этих 2 разнонаправленных процессов число слоев клеток в абаксиальных гребнях остается почти неизменным, хотя форма клеток изменяется, а размеры уменьшаются.

Рассмотрим предполагаемую модель расслоения клиновидных клеток в углах на границе смежных зачатков, а также образование новой протодермы из клеток основной ткани (рис. 7, *Г*, 8, 9). Предварительно отметим на основании рис. 7 и таблицы, что для клеток протодермы определенной формы — прямоугольных с разной длиной основания, в том числе и квадратных, — характерна определенная длина наружной стенки, а также определенная величина отношения наружной стенки клетки к ее периметру. Сопоставление длины наружной стенки у клеток определенной формы, образующих дно бороздки, с длиной наружной стенки у модельных клеток протодермы позволяет судить об отклонении в ту или иную сторону величины свободной стенки клетки, расположенной в бороздке. Так, длина свободной стенки клетки в глубине бороздки, например на рис. 7, *В*, составляет 3.3 мкм, или 13.7 % от периметра клетки. У клеток протодермы подобной формы величина наружной стенки должна быть сопоставима с расчетной. Отклонение в ту или другую сторону длины свободной стенки у клетки протодермы, расположенной в глубине бороздки на границе смежных зачатков, свидетельствует о разной степени разъединения клеточных оболочек. Этот прием будет использован для анализа клеток в бороздках глубиной в 1, 2 и 4 слоя клеток (рис. 7, *Г*, 8, 9). Несоответствие расчетной и фактической величины свободной стенки у клеток в глубине бороздок позволяет зафиксировать процесс разъединения клеток и образования схизогенных полостей (щелей).

На рис. 7, *Г* и 8 можно видеть лишь верхние концы клеток, образующих дно бороздок. На рис. 7, *Г* смежные стенки между клетками *2* и *3* разъединены значительно глубже, чем между клетками *3* и *4*. Длина наружной стенки как у клетки *2*, так и у клетки *3* равна 8.4 мкм. Сопоставим эту длину с длиной наружных стенок у клеток протодермы разной формы, представленных на рис. 7, *А*, *Б*, *В* и в таблице.

Можно видеть, что длина наружной стенки клетки в 8.4 мкм несколько превышает длину наружной стенки клетки квадратной формы, равную 7.6 мкм. Однако даже по верхним концам клеток на рис. 7, *Г* можно с уверенностью сказать, что клетки должны приближаться по форме к узким клеткам, таким как

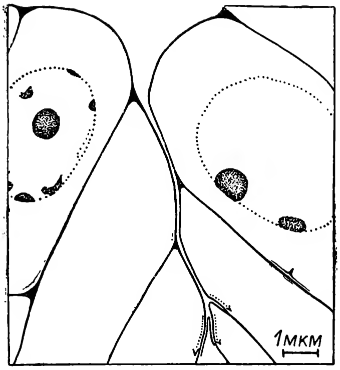


Рис. 8. Адаксиальная бороздка у листового зачатка пальмы длиной 2.5 мм (по: Dengler et al., 1982, fig. 25, с дополнениями).

Обозначения те же, что и на рис. 7 (пунктирная линия со стрелкой).

на рис. 7, *В*. Длина наружной стенки у этих клеток равна 3.3 мкм, т. е. в 2.5 раза меньше, чем у клеток подобной формы на рис. 7, *Г*. Если мы вычтем из средней длины наружной стенки величину отрезка *аб* (равную 4.3 мкм), то оставшиеся 4.1 мкм будут вполне сопоставимы с длиной наружной стенки клеток на рис. 7, *В* (3.3 мкм). Как было установлено выше, узкие клетки в бороздке (рис. 7, *В*) образовались не в результате простого сжатия, сплющивания в бороздке квадратных клеток, таких как на рис. 7, *Б*, а в результате антиклинальных делений клеток протодермы. Об антиклинальных делениях свидетельствует увеличение — в два раза — числа клеток протодермы на единицу длины среза (рис. 7, *В*). Все это означает, что нельзя говорить о сжатии первоначально квадратных по форме клеток протодермы до приобретения ими формы узких прямоугольников. О том же свидетельствует и уменьшение периметра клеток.

Принимая во внимание сказанное, неизбежен вывод, что щель *аб* между стенками протодермальных клеток *2* и *3* на рис. 7, *Г* является не следствием сближения свободных наружных стенок первоначально квадратных клеток из-за сжатия их в бороздке, как думают авторы статьи, а результатом расслоения смежных стенок двух изначально узких сестринских клеток. Подобное же рассуждение может быть приведено и для щели между клетками *3* и *4*.

Рассмотрим рис. 8: дно бороздки находится на глубине 2 клеток, если считать клетки к правой руке от щели, и 2.5 клеток влево от щели. На рис. 8 показаны лишь верхние концы клеток, образующих дно щели. Измерение длины свободных стенок клеток дает число 2.45 мкм. Эта величина меньше, но все же сопоставима с величиной 3.3 мкм для клеток подобной формы на рис. 7, *В*. Однако расположение клеток и их форма не дают основания считать, что эти клетки и в прошлом были клетками протодермы и оказались на дне бороздки в результате разрастания гребней. Столько же данных за то, чтобы на основании этой неполной картины предположить начало разъединения двух сестринских клеток основной ткани, оказавшихся на пути распространяющейся трещины.

Рис. 9[3] дает более полное представление о форме и размерах клеток на дне бороздки, а также о клетках, образующих ее стенки. Клетки *1* и *2*, *6* и *7*, *8* и *9*, по всей видимости, являются сестринскими. Они возникли в результате недавно прошедших антиклинальных делений, о чем можно судить по состоянию ядер в клетках *1* и *2*, а у остальных клеток — по виду клеточных оболочек между смежными клетками, а также по их форме и размерам. Можно предположить с большой долей уверенности, посмотрев на рис. 7, *В*, где бороздка только обозначилась и щели еще нет, что материнская клетка (*1*—*2*) и материнская клетка (*8*—*9*) имели в начале по наружной стенке, обозначенной на рис. 9 как *аб* и *оп* и выходившей только на дно бороздки. Длинная ось каждой материнской клетки была ориентирована перпендикулярно этой наружной стенке. Произошедшее затем расщепление смежных стенок этих клеток, точно такое же, как

---

[3] При съемке среза, представленного на рис. 9 (fig. 26, Dengler at al., 1982), авторы применили несколько иной способ настройки ТЭМ, чем при съемке объектов, изображенных на рис. 7, *Г* и 8 (fig. 24, 25 той же статьи): все клеточные оболочки на fig. 26 темные, электронноплотные, тогда как на fig. 24 и 25 только свободные поверхности оболочек темные, что позволяет точно определить свободные поверхности клеток и места соединения оболочек смежных клеток.

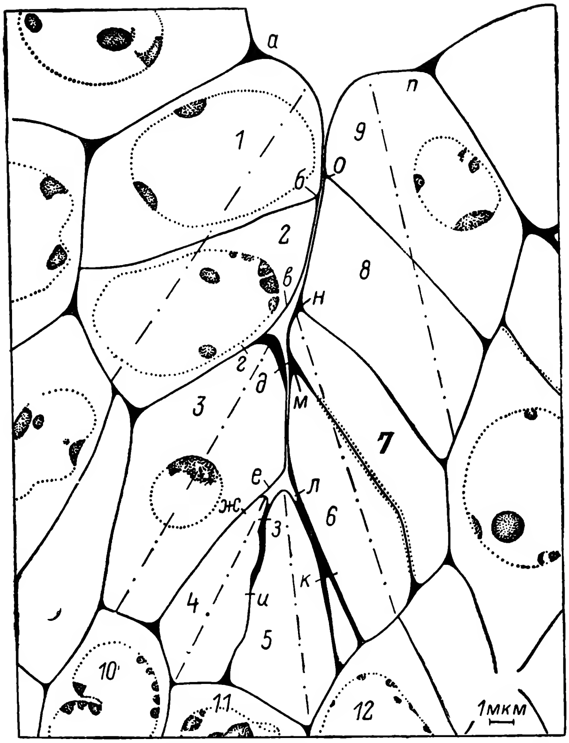


Рис. 9. Абаксиальная бороздка у листового зачатка пальмы длиной 2.5 мм (по: Dengler et al., 1982, fig. 26, с дополнениями).

1—12 — клетки; *а—п* — точки, упоминаемые в тексте. Штрихпунктирной линией обозначены длинные оси клеток, в том числе материнских клеток (*1—2*), (*6—7*), (*8—9*).

можно видеть на рис. 7, *Г*, и обсужденное выше, привело к увеличению длины (точнее — поверхности) наружных стенок этих клеток. Соответственно изменилась ориентация нового митоза и новой клеточной стенки. Антиклинальные деления материнских клеток (*1—2*) и (*8—9*) закрепили начало образования щели именно на этом месте. Если бы щель между материнскими клетками (*1—2*) и (*8—9*) не образовалась, то антиклинальные деления были бы ориентированы перпендикулярно поверхности дна бороздки и возникли бы еще две пары узких клеток в глубине бороздки, как, например, на рис. 7, *В* слева от гребня *3*.

Клетка *3* и материнская клетка (*6—7*) занимали в то время положение на дне вновь образовавшейся щели, подобное тому видимому сейчас положению, которое занимают клетки *4* и *5*. Об этом свидетельствует, в частности, щель между клетками *2* и *3*, обозначенная как *вгд*. Механическое давление, вызвавшее разъединение стенок материнских клеток (*1—2*) и (*8—9*), распространилось затем на следующую пару клеток — *3* и (*6—7*), затронув на некотором протяжении и смежные стенки *2* и *3*-й клеток между точками *вгд*. Далее, как только стенка материнской клетки (*6—7*) отъединилась от смежной стенки клетки *3* (соответствующие обозначения на рис. 9 — *де* и *мл*), антиклинальное деление клетки (*6—7*) закрепило углубление щели еще на один слой клеток. В то же время антиклинальное деление клетки (*6—7*) замаскировало образование щели, создав видимость непрерывной протодермы. Теперь на дне щели оказались клетки *4* и *5*. Можно ли утверждать, что клетки *4* и *5* недавно были на поверхности листового зачатка, образуя дно бороздки между бугорками как, например, клетки протодермы на рис. 7, *В* слева от гребня *3*, а соответствующие материнские клетки (*1—2*), *3*, (*6—7*) и (*8—9*) занимали соседнее с ними положение выше на склонах складки *3* и *4*? В работе Dengler с соавторами речь идет именно о таком смещении в процессе роста клеток протодермы на дно узкой щели.

Обратимся к рассмотрению клеток *4* и *5*. Из всех клеток, прилегающих к щели, клетки *4* и *5* имеют наименьшие размеры, так как срез пересек их концы. По-видимому, они являются молодыми сестринскими клетками. Это предположение тем более вероятно, что соседние клетки, в том числе и прилегающие к ним снизу клетки *10*, *11* и *12*, судя по крупным ядрам, только что вышли из митозов. Верхние части клеток *4* и *5*, обращенные к щели, сравнимы по форме с верхними частями клеток в углублениях на рис. 7, *Г* и *8*. Смежные стенки клеток *3* и *4* разъединены на небольшом протяжении от точки *е* до точки *ж*. Смежные стенки клеток *4* и *5* отчетливо разъединены на значительно большем расстоянии — от точки *з* до точки *и*. Относительно смежных стенок клеток *5* и *6* трудно судить определенно, разъединены ли они от точки *к* до точки *л* или нет. Возможно, нахождение здесь плотного и более толстого слоя оболочки является следствием того, что срез пересек клетку *5* под косым углом. Но, если смежные стенки клеток *5* и *6* разъединены на протяжении почти половины их общей длины, это разъединение является результатом образования щели между первоначально соединенными стенками этих клеток. Доказательством этому служит отношение длины свободной стенки клетки *6* (включая отрезок *кл*) к ее периметру, равное 36.2 %. У сестринской клетки *7*, также имеющей вытянутую форму, доля свободной стенки составляет 8.3 % от ее периметра, что характерно для клеток подобной формы. Это же рассуждение верно и для клетки *5*: если длина свободной стенки — *изк*, то отношение ее к периметру клетки *5* равно 36.2 %. У клеток такой формы доля свободной стенки должна быть не более 15 % от длины периметра (рис. 7, *В* и таблица). Без учета отрезка *кл* доля свободной стенки у клеток *4* и *5* равна соответственно 19.8 и 20.5 %, что несколько превышает вычисленный выше показатель для клеток в бороздке, образовавшихся в результате антиклинальных делений. Такое превышение можно рассматривать как результат начавшегося разъединения клеток между точками *зи*. Какова ближайшая судьба клеток *4* и *5*? Сейчас предполагаемую будущую клеточную стенку между дочерними клетками можно было бы ориентировать перпендикулярно свободной верхней стенке, выступающей углом в полость. Однако видимое разъединение смежных стенок клеток *4* и *5* между точками *зи* должно привести (по мере роста клеток и более полного их разъединения) к антиклинальному делению, при котором новая стенка заложится перпендикулярно и примерно посредине свободной наружной, т. е. выходящей в щель, части их стенок. Подобное положение новой клеточной стенки можно видеть между клетками *6* и *7*.

Таким образом, морфометрический анализ даже небольшой части фактического материала, представленного в работе Dengler с соавторами, позволяет сделать вывод о том, что процесс образования складок на гладком вначале листовом зачатке пальм сопровождается не только усиленными делениями клеток в определенных местах листового зачатка, т. е. неравномерным ростом, но и расхождением стенок смежных клеток, оказавшихся в углублениях поверхности, а затем на дне бороздок. При этом образуются открытые схизогенные полости (щели). Клетки основной ткани, образующие стенки схизогенных щелей, после первого же антиклинального деления становятся неотличимыми от других клеток протодермы, создавая видимость непрерывной протодермы (и соответственно кутикулы, если вообще можно говорить о кутикуле у протодермальных клеток, скорее о кутинизированном наружном слое клеточной оболочки).

Поскольку клетки основной ткани, которые оказываются на пути распространяющейся трещины, переходят к делению, можно говорить о том, что на границе зачатков смежных органов возникает временная меристематическая зона. По мере распространения трещины в глубь ткани активизируются все новые слои клеток, т. е. временная меристематическая зона перемещается вдоль трещины. В результате действия этих двух процессов — распространения трещины и возникновения в ее глубине временной меристематической зоны — происходит дифференциация оснований зачатков органов из массива основной ткани и новообразование протодермы.

С точки зрения Kaplan с соавторами, неравномерный рост листовых зачатков пальм и образование схизогенных щелей являются взаимоисключающими, альтернативными механизмами морфогенеза. Между тем есть исследования (Коломыцев, 1951, 1969, 1977, 1978; Lintilhac, Vesecky, 1981; Padmanabhan et al., 1981), которые позволяют думать, что усиленные деления клеток в определенных местах растущих зачатков органов, а также разъединение тканей в углублениях происходят под действием механических напряжений, которые возникают в процессе роста растений. С изложенных позиций деление клеток в определенных местах растущего листового зачатка пальм (т. е. неравномерный рост), образование и распространение схизогенных полостей, углубляющих борозды, представляют собой разную степень проявления механических напряжений, возникающих в растущих зачатках.

Факт образования открытых схизогенных полостей при заложении зачатков органов у растений подтверждает участие механических напряжений в процессах морфогенеза.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вихирева В. В. Анатомическое строение и развитие пестичного цветка восковицы обыкновенной *Myrica gale* L. // Тр. БИН АН СССР. 1957. Сер. 7. Вып. 4. С. 270—287. — *Коломыцев Г. Г.* Взаимодействие растущих клеток — основа формирования растений // Вест. ЛГУ. 1951. № 3. С. 52—78. — *Коломыцев Г. Г.* Напряжение тканей в стебле двудольного растения // Бот. журн. 1969. Т. 54, № 8. С. 1254—1264. — *Коломыцев Г. Г.* О развитии однодольных растений и природе их семядолей // Тр. Лен. о-ва естествоиспыт. 1977. Т. 73, вып. 3. С. 78—99. — *Коломыцев Г. Г.* Динамика роста и формирования. Задачи и методы исследования // Вест. ЛГУ. Биология. 1978. Т. 9, № 2. С. 45—57. — *Рытова Н. Г.* Способ заложения боковой почки у злаков (*Poaceae*) и природа предлиста и его междоузлия (двуосный метамер как структурная единица тела растения у злаков) // Бот. журн. 1982. Т. 67, № 7. С. 913—924. — *Эсау К.* Анатомия растений. М.: Мир, 1969. 564 с. — *Эзау К.* Анатомия семенных растений. М.: Мир, 1980. 558 с. — *Dengler N. G., Dengler R. E., Kaplan D. R.* The mechanism of plication in palm leaves: histogenetic observations on the pinnate leaf of *Chrysalidocarpus lutescens* // Canad. J. Bot. 1982. Vol. 60, N 12. P. 2976—2998. — *Eames A. J.* Neglected morphology of the palm leaf // Phytomorphology. 1953. Vol. 3. P. 172—184. — *Kaplan D. R., Dengler N. G., Dengler R. E.* The mechanism of plication inception in palm leaves: problem and developmental morphology // Canad. J. Bot. 1982a. Vol. 60, N 12. P. 2939—2975. — *Kaplan D. R., Dengler N. G., Dengler R. E.* The mechanism of plication inception in palm leaves: histogenetic observation on the palmate leaf of *Rhapis excelsa* // Canad. J. Bot. 1982b. Vol. 60, N 12. P. 2999—3016. — *Lintilhac P. M., Vesecky T. B.* Mechanical stress and cell wall orientation in plants. II. The application of controlled directional stress to growing plants; with a discussion on the nature of the wound reaction // Amer. J. Bot. 1981. Vol. 68, N 9. P. 1222—1230. — *Padmanabhan D.* Direct evidence for schizogenous splitting in palm-leaf lamina // Curr. Sci. 1967. Vol. 36, N 17. P. 467—468. — *Padmanabhan D.* Direct and indirect evidence for the occurrence of schizogenous splits in the young palm-leaf lamina // Indian. Biol. 1973. Vol. 1, N 1. P. 34—42. — *Padmanabhan D., Regupathy D., Pushpa Veni S.* Physical constraints and secondary foldings in palm leaf lamina — a morphological and experimental study // J. Indian Bot. Soc. 1981. Vol. 60, N 2. P. 172—188. — *Tomlinson P. B., Posluszny U.* Features of dichotomizing apices in *Flagellaria indica* (*Monocotyledones*) // Amer. J. Bot. 1977. Vol. 64, N 9. P. 1057—1065.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 12 XII 1988.

УДК 579 : 58 (234.84) Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 11

С. В. Саксонов

ГЕРБАРИЙ ЖИГУЛЕВСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

S. V. SAKSONOV. THE HERBARIUM OF THE ZHIGULYEVSK RESERVATION

Сообщается о составе гербария, истории его создания и формирования, о современном состоянии коллекций. В гербарии насчитывается 15 000 листов сборов высших растений. Имеются ценные коллекции.

История гербария Жигулевского государственного заповедника им. И. И. Спрыгина (ЖГЗ) тесно связана с историей создания заповедников в Жигулях, достаточно полно освещенной в литературе (Спрыгин, 1929а, б, 1930; Кудинов, 1982, 1986; Спрыгина, 1982; Калинин, 1983). Однако сведений о гербарии жигулевской флоры в этих источниках нет. Не обнаружено данных о гербарии заповедника и в специальных исследованиях (Васильченко, Васильева, 1975; Скворцов, 1977; Грубов, Сергиенко, 1988), и в справочниках по заповедникам (Бельский, Молоканов, 1969; Чумакова, 1980, 1983; Кудинов, 1984; Борисов и др., 1985).

Обозначим вкратце основные вехи создания заповедника в Жигулях, а следовательно, и историю его гербария.

Предысторией организации заповедника в Жигулях явилась статья В. Н. Сукачева «Об охране природы Жигулей» (1914), написанная по просьбе К. К. Гильзена, бывшего председателя правления Симбирского краеведческого музея, который, вероятно, вынашивал эту идею. Как руководитель экскурсии слушателей Санкт-Петербургских сельскохозяйственных курсов В. Н. Сукачев в 1908 г. посещает Жигули (Аболин, 1910), дает высокую научную оценку этой интереснейшей во всех отношениях местности и призывает к необходимости охраны природы Жигулевских гор. Этот призыв воплотил в жизнь И. И. Спрыгин. По этому поводу он пишет: «В 1926 г. заявление мое о необходимости исследования Жигулевских гор с целью организации заповедников нашло сочувственное отношение в Государственном комитете по охране природы и в Главнауке Наркомпроса. Были отпущены необходимые средства и снаряжена под моим руководством экспедиция, работавшая в 1927—1928 гг., в которой приняли участие ботаники А. А. Уранов, В. И. Смирнов и Б. П. Сацердотов. Исследованием лишайников и вообще низших растений занималась лихнолог Е. Е. Штукенберг» (Спрыгин, 1929а : 81).

19 VIII 1927 г. Совет Народных Комиссаров РСФСР принял решение о переименовании Пензенского заповедника в Средне-Волжский с включением в него в качестве основного Жигулевского заповедного участка (Кудинов, 1982). В результате экспедиционных работ 1927—1928 гг. И. И. Спрыгиным, А. А. Урановым, В. И. Смирновым, Б. П. Сацердотовым был собран значительный гербарий, основной фонд которого находится в Гербарии Пензенского педагогического института им. В. Г. Белинского (PKM).

Планомерное изучение флоры Жигулей началось с 1932 г., когда из Алтайского в Средне-Волжский заповедник прибыли два квалифицированных ботаника — М. В. Золотовский и А. Н. Гончарова-Золотовская (А. Н. Гончарова). В это время по инициативе И. И. Спрыгина начинается работа по созданию «Флоры Средне-Волжского края». Тема «Флора Среднего Поволжья» стояла в плане Средне-Волжского (Куйбышевского) заповедника несколько лет. Однако в 1938 г. работа была законсервирована вследствие изменения профиля работы заповедников и сокращения ассигнований (Спрыгина, 1982). В результате работы над флорой заповедника был собран значительный гербарий, включавший в себя сборы не только из Жигулей, но и со всей Самарской Луки, а также из близлежащих районов Заволжья (например, окрестностей Ставрополя-на-Волге, ныне г. Тольятти). Итоги инвентаризации были обобщены в рукописи по флоре ЖГЗ, которая была направлена для издания в Главное управление по заповедникам и являлась, по отзывам, «солидной» работой (Марков, 1940; Трофимов, 1948). Но разразившаяся Великая Отечественная война помешала этому. До сегодняшнего дня местонахождение рукописи неизвестно.

В пополнение гербарных фондов заповедника внес большой вклад Л. М. Черепнин, который, будучи аспирантом Московского педагогического института им. В. И. Ленина, выполнял под руководством профессора А. А. Уранова (тогда доцента) диссертационную работу «Растительность каменистой степи Жигулевских гор» (Беглянова и др., 1963). К сожалению, в фондах ЖГЗ хранится ограниченное количество сборов Л. М. Черепнина из Жигулей, а основная коллекция, оцениваемая в 1500 листов, находится в Гербарии кафедры ботаники Московского педагогического института (Васильченко, Васильева, 1975).

В 1951 г. Жигулевский (Куйбышевский) заповедник наряду со многими заповедниками РСФСР попал в число ликвидируемых. Гербарий ЖГЗ, который к этому времени насчитывал не менее 2000 листов, был передан в Куйбышевский областной музей краеведения (КОМК). Однако ошибочность решения о закрытии заповедника была столь очевидна, что уже в 1959 г. заповедник был восстановлен. К сожалению, история второго заповедника также трагична и непродолжительна. Просуществовав один год, он вновь ликвидируется. Несмотря на краткосрочность существования второго заповедника (Жигулевского), его научному руководителю А. М. Краснитскому удалось наладить научно-исследовательскую работу. В это время гербарий собирается научным сотрудником, ботаником Н. А. Цибановой.

Современный (третий) этап деятельности ЖГЗ начался с момента его организации в 1966 г. на площади 19.3 тыс. га. Новый заповедник в основном территориально совпадает с существовавшими до него. В 1978 г. его площадь была расширена до 23.1 тыс. га (Кудинов, 1982). А в 1977 г. ЖГЗ постановлением Совета Министров РСФСР было присвоено имя его организатора и первого директора Ивана Ивановича Спрыгина (1873—1942).

Заповедник сразу начинает формировать новые гербарные фонды. В марте 1970 г. из КОМК было передано 1390 гербарных листов сборов И. И. Спрыгина, В. И. Смирнова, Б. П. Сацердотова, выполненных в 1926—1927 гг., а также М. В. Золотовского (сборы 1932—1943 гг.) и А. Н. Гончаровой (сборы 1932—1948 гг.), составивших основу гербария. В начале 70-х годов гербарий пополнился сборами Г. П. Белостокова и В. С. Филипповой (300 листов). Основной рост коллекции приходится на 1972—1977 гг. В это время доцент кафедры ботаники Куйбышевского университета Т. И. Плаксина, проводя в заповеднике студенческую практику и инвентаризацию флоры ЖГЗ в 1972—1973 гг., собрала большой гербарий, насчитывающий не менее 2000 листов. Дальнейшие исследования Т. И. Плаксиной (1974—1977 гг.) незначительно пополнили гербарный фонд. Большая коллекция растений, включающая многие флористические новинки и насчитывающая не менее 3000 листов, была собрана штатным ботаником ЖГЗ В. И. Игнатенко совместно с С. В. Саксоновым. Начиная с 1983 г. пополнение гербария идет несколько замедленными темпами, по 300—500 листов в год. Основными его коллекторами на нынешнем этапе являются С. В. Саксонов, Н. И. Костылева, М. Е. Терентьева, Т. Ф. Чап.

На сегодняшний день гербарий ЖГЗ насчитывает в своих фондах 15 000 листов. В гербарии хранится до 95 % видов, произрастающих на территории заповедника. В коллекции имеется три раздела: I. Флора Жигулевского заповедника (около 85 % всего хранящегося материала); II. Флора Самарской Луки и Приволжской возвышенности (15 % хранящегося материала); III. Флора Заволжья. Третий раздел только начал формироваться и представлен небольшим числом сборов с Бузулукского бора (Саксонов, Вехник, 1988) и окрестностей г. Тольятти.

В гербарии собрана большая коллекция отдела *Polypodiophyta*, представленного в Жигулях 7 семействами, 12 родами и 15 видами (всего более 100 гербарных листов). Довольно полно представлены следующие семейства: *Equisetaceae* Rich. ex DC., *Ranunculaceae* Juss., *Caryophyllaceae* Juss., *Brassicaceae* Burnett, *Euphorbiaceae* Juss., *Rosaceae* Juss., *Fabaceae* Lindl., *Apiaceae* Lindl., *Lamiaceae* Lindl., *Campanulaceae* Juss., *Liliaceae* Juss. — и роды *Allium* L., *Alyssum* L., *Anemonoides* Mill., *Artemisia* L., *Astragalus* L., *Campanula* L., *Dianthus* L., *Gagea* Salisb., *Gypsophila* L., *Schivereckia* Andrz. ex DC.

По материалам гербария, собранного с территории Жигулей и заповедника, было описано 6 новых для науки видов растений (см. таблицу).

Новые для науки виды, описанные с территории заповедника

№ п. п.	Вид	Автор	Год описания	Тип	Место хранения
1	*Koeleria sclerophylla* P. Smirn.	П. А. Смирнов	1932	Жигули, близ с. Бахилово, 25 VII 1927, № 999, Спрыгин и Сацердотов	MW
2	*Thymus zheguliensis* Klok. et Shost.	М. В. Клоков и Н. А. Десятова-Шостенко	1931	Тип неизвестен	
3	*Festuca wolgensis* P. Smirn.	П. А. Смирнов	1945	Montes Shegulenses an fontes vallis Malinovyj prope Vesselaja Poljana, in steppis lapidosis ad declivitates meridionales, 2 VI 1935, P. Smirnow	MW
4	*Lotus zhegulensis* Klok.	М. В. Клоков	1953	Куйбышевская обл., Жигули, Гос. заповедник, близ Бахиловой Поляны, берег Волги, в верхней части бичевника у опушки лиственного леса (песок и галька), 30 VI 1951, С. Юзепчук и В. Голубкова	LE
5	*Gypsophila zheguliensis* An. Krasn.	А. Н. Краснова	1972	Жугили, восточный склон, 2 VIII 1963, К. Флоренская.	MW
6	*Gypsophila juzepczukii* Ikonn.	С. С. Иконников	1978	Куйбышевская обл., Жигули, Гос. заповедник, Бахилова Поляна, г. М. Бахилова, степной склон возле горного сосняка, 3 VII 1951, цв. и пл., № 314, С. Юзепчук, В. Голубкова	LE

В определении гербарного материала приняли участие видные отечественные ботаники: И. И. Спрыгин, А. А. Уранов, Б. П. Сацердотов (1927—1928 гг.), П. А. Смирнов (1928—1932 гг.), А. Ф. Терехов (1935—1962 гг.), Н. Н. Цвелев (1985—1988 гг.). На современном этапе активную помощь гербарию оказывают Н. Н. Цвелев, А. К. Скворцов, Ю. Е. Алексеев, А. В. Чичев, А. К. Сытин, В. В. Марков, Т. В. Багдасарова, И. Г. Левичев.

Гербарные сборы из ЖГЗ были использованы при издании «Флоры юго-востока европейской части СССР, т. I—VI» (Федченко, 1928), «Флоры средней полосы европейской части СССР» П. Ф. Маевского (1941, 1954, 1964), «Определителя весенних и осенних растений Среднего Поволжья и Заволжья» А. Ф. Терехова (1969).

По материалам гербария ЖГЗ написано большое число научных статей (Плаксина, 1977, 1978, 1980, 1982, 1983а, б, 1986; Плаксина, Матвеев, 1977; Плаксина, Нефедова, 1984; Саксонов и др., 1986, 1987; Кудинов и др., 1987; Саксонов, 1987, 1988, и др.).

Гербарий ЖГЗ систематически передает дублеты сборов в крупнейшие травохранилища СССР — Гербарий Ботанического института АН СССР им. В. Л. Комарова (LE), Гербарий Главного ботанического сада АН СССР (МНА), Гербарий им. Д. П. Сырейщикова Биолого-почвенного факультета Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (MW).

В настоящее время Гербарий ЖГЗ является одним из крупнейших гербариев заповедников России. Одной из перспектив дальнейшего развития Гербария ЖГЗ мы считаем преобразование его в региональный Гербарий флоры Приволжской возвышенности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аболин Р. И. Некоторые данные о лесных и других растительных формациях Жигулевских гор Симбирской губернии // Лесн. журн. 1910. Вып. 3. С. 321—351. — *Беглянова М. И., Кашина Л. И., Красноборов И. М.* Памяти Леонида Михайловича Черепнина (1906—1961) // Бот. журн. 1963. Т. 48, № 1. С. 144—146. — *Бельский П. С., Молоканов А. Н.* Жигулевский заповедник // Заповедники СССР. М., 1969. С. 280—296. — *Борисов В. А., Белоусова Л. С., Винокурова А. А.* Охраняемые природные территории мира. М.: Агропромиздат, 1985. 310 с. — *Васильченко И. Т., Васильева Л. И.* Гербарии Советского Союза. Л.: Наука, 1975. 60 с. — *Грубов В. И., Сергиенко Л. А.* О состоянии гербариев в СССР // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 10. С. 1507—1511. — *Иконников С. С.* Заметки о гвоздичных (*Caryophyllaceae*), 6 // Нов. сист. высш. раст. 1978. Т. 15. С. 144—149. — *Калинин С. Д.* Впредь именовать имени И. И. Спрыгина // Зеленый шум. Куйбышев: Кн. изд-во, 1983. С. 5—25. — *Клоков М. В.* Заметка о некоторых критических видах лядвенца // Ботанические материалы гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова. М.; Л.: Наука, 1953. Т. 15. С. 145—149. — *Клоков М. В., Десятова-Шостенко Н. А.* Критический обзор *Thymus* во флоре юго-востока европейской части СССР и западного Туркестана // Изв. Ботан. сада Академии наук. 1931. Т. 30, вып. 3—4. С. 523—550. — *Краснова А. Н.* Два новых вида качима (*Gypsophila* L.) с Поволжья // Нов. сист. высш. раст. 1972. Т. 9. С. 156—159. — *Кудинов К. А.* Жигулевский государственный заповедник. Куйбышев: Кн. изд-во, 1982. 48 с. — *Кудинов К. А.* Жигулевский заповедник // Стационарные исследования экосистем. М., 1984. С. 140—141. — *Кудинов К. А.* И нам и внукам нашим // Зеленый шум. Куйбышев: Кн. изд-во, 1986. С. 38—44. — *Кудинов К. А., Костылева Н. И., Саксонов С. В.* Список растений Жигулевского заповедника, редких для флоры СССР // Редкие виды растений в заповедниках. Сб. науч. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1987. С. 27—45. — *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР. 7-е изд., испр. и доп. / Под общ. ред. В. Л. Комарова. М.; Л.: Сельхозгиз, 1941. 824 с. — *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР. 8-е изд., испр. и доп. / Под общ. ред. Б. К. Шишкина. Спец. ред. М. Э. Кирпичников. М.; Л.: Сельхозгиз, 1954. 912 с. — *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР. Л.: Колос, 1964. 912 с. — *Марков В. Н.* Научно-исследовательская работа заповедников РСФСР в 1939 году // Научно-методические записки. М.: Изд. Гл. упр. по заповедникам, зоопаркам и зоосадам, 1940. Вып. 7. С. 275—283. — *Плаксина Т. И.* Реликты Жигулей // Интродукция, акклиматизация растений, их охрана и использование. Куйбышев, 1977. С. 54—61. — *Плаксина Т. И.* Редкие, исчезающие виды Жигулевского государственного заповедника им. И. И. Спрыгина // Интродукция, акклиматизация растений и окружающая среда. Куйбышев, 1978. С. 31—48. — *Плаксина Т. И.* Новые виды растений для флоры Куйбышевской области // Бот. журн. 1980. Т. 65, № 3. С. 422—423. — *Плаксина Т. И.* Новые виды растений во флоре Жигулевского госзаповедника им. И. И. Спрыгина // Интродукция, акклиматизация, охрана и использование растений. Куйбышев, 1982. С. 74—77. — *Плаксина Т. И.* Итоги инвентаризации природной флоры Жигулевского госзаповедника им. И. И. Спрыгина за 50 лет // Охрана генофонда природной флоры. Новосибирск: Наука, 1983а. С. 124—125. — *Плаксина Т. И.* Результаты антропогенного воздействия на видовой состав флоры Жигулевского госзаповедника им. И. И. Спрыгина // Сложение и динамика растительного покрова. Куйбышев, 1983б. С. 71—76. — *Плаксина Т. И.* Новые данные о редких растениях юго-востока европейской части СССР и их охрана // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 5. С. 695—702. — *Плаксина Т. И., Матвеев В. И.* Водные растения Жигулевского заповедника // Интродукция, акклиматизация растений, их охрана и использование. Куйбышев, 1977. С. 45—51. —

Плаксина Т. И., Нефедова Т. Н. Осоки Жигулевского госзаповедника им. И. И. Спрыгина // Охрана растений в Поволжье и на Урале. Куйбышев, 1984. С. 71—79. — *Саксонов С. В.* Семь видов высших растений Самарской Луки, новых для флоры Куйбышевской области // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 10. С. 1401—1403. — *Саксонов С. В.* Изменение видового состава гидатофитов водоемов Жигулевского заповедника за 60 лет / II Всесоюз. конф. по высш. водн. и прибрежно-водн. раст. Борок, 1988. С. 42—43. — *Саксонов С. В., Вехник В. П.* Синантропный элемент во флоре Бузулукского бора // Ботанические исследования на Урале. Информационные материалы. Свердловск, 1988. С. 92. — *Саксонов С. В., Чап Т. Ф., Костылева Н. И.* Новые данные по флоре Жигулевского заповедника и Самарской Луки // Интродукция, акклиматизация, охрана и использование растений. Куйбышев, 1986. С. 105—114. — *Саксонов С. В., Чап Т. Ф., Терентьева М. Е.* Новые виды флоры Жигулевского заповедника // Редкие виды растений в заповедниках. Сб. науч. трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1987. С. 109—115. — *Скворцов А. К.* Гербарий. Пособие по методике и технике. М.: Наука, 1977. 199 с. — *Смирнов П. А.* К систематике и географии среднерусских представителей группы *Festuca ovina* L. s. ampl. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1945. Т. 50, вып. 1—2. С. 89—103. — *Спрыгин И. И.* Жигулевский заповедник // Охрана природы. 1929а. № 1. С. 80—84. — *Спрыгин И. И.* Охрана природы в Средневолжском крае // Изв. Центр. бюро краеведения. 1929б. Т. 10. С. 42—44. — *Спрыгин И. И.* Жигулевский заповедник // Охрана природы. 1930. № 1. С. 7—14. — *Спрыгина Л. И.* Иван Иванович Спрыгин. М.: Наука, 1982. 176 с. — *Сукачев В. Н.* Об охране природы Жигулей // Записки Симбирского областного естественно-исторического музея. СПб., 1914. С. 35—41. — *Терехов А. Ф.* Определитель весенних и осенних растений Среднего Поволжья и Заволжья. Куйбышев: Кн. изд-во, 1969. 464 с. — *Трофимов Т. Т.* Основные достижения заповедников в изучении флоры и растительности РСФСР // Научно-методические записки. М.: Изд. Гл. упр. по заповедникам, 1948. Вып. 10. С. 9—52. — *Федченко Б. А.* От редактора // Флора юго-востока европейской части СССР. Л.: Изд. Гл. Ботан. сада, 1928. Вып. 2. С. 1—4. — *Флора* юго-востока европейской части СССР. Л.: Изд. Гл. Ботан. сада, 1927—1936. Вып. 1—6. — *Чумакова А. В.* Жигулевский государственный заповедник им. И. И. Спрыгина // Заповедники СССР. М.: Лесн. пром-сть, 1980. С. 51—52. — *Чумакова А. В.* Жигулевский государственный заповедник им. И. И. Спрыгина // Заповедники СССР. 2-е изд., перераб. и доп. М.: Лесн. пром-сть, 1983. С. 52—54. — *Smirnov P. A.*, *Koeleria sclerophilla* sp. n. // Repertorium specierum novarum regni vegetabilis, herausgegeben von F. Fedde, Berlin, 1932.

Жигулевский
государственный заповедник,
пос. Бахилова Поляна.

Получено 30 III 1989.

УДК 581.55 (571.62)

Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 12

Т. М. Заславская

ОЧЕРК РАСТИТЕЛЬНОСТИ ТУНДРОВОЙ ЧАСТИ АНЮЙСКОГО НАГОРЬЯ (ЗАПАДНАЯ ЧУКОТКА)

T. M. ZASLAVSKAYA. AN OUTLINE OF VEGETATION IN THE TUNDRA PART OF THE ANYUY UPLAND (THE WESTERN CHUKOTKA)

Приводится обзор и краткая характеристика растительных сообществ тундровых территорий Анюйского нагорья, их распространение и положение в рельефе. Отмечено, что большая часть этой территории занята различными вариантами горных кустарничковых тундр (преимущественно дриадовыми и ивковыми); широко распространены травяные тундры. Небольшие площади занимают кустарниковые сообщества, луга, болота, ксерофитные и гигрофитные травяные сообщества, растительность нарушенных местообитаний.

Первые сведения о природе и растительности Анюйского нагорья приводятся в письмах С. Дежнева в 1648—1649 гг. (Русские арктические экспедиции. . ., 1964), а краткие упоминания о растительности долин рек Погынден, Малый Анюй, побережья Восточно-Сибирского моря имеются в работе Ф. П. Врангеля (1948). А. И. Аргентов (1862) кратко описал растительность некоторых районов нагорья, отметив наличие северной границы леса. Сведения о растительности этой территории приводятся и в труде Г. К. Майделя (1894). Наиболее подробные данные о характере растительности долин рек Большого и Малого Анюя, в полосе контакта леса и тундры, в лесных районах опубликовал геоботаник Ф. С. Леонтьев (1947, 1948, 1956, 1962). Однако все эти сообщения не дают полного представления о разнообразии растительности и большей частью относятся к лесным и лесотундровым районам нагорья. Исследования сотрудников Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), начавшиеся в 1964 г., значительно расширили представления о растительном мире этого района (Юрцев, 1967, 1973, 1974, и др.). Автор принимала участие в ботанико-географическом изучении тундровых районов нагорья с 1973 г. Флора этой территории освещена в целой серии работ (см. Юрцев и др., 1979; Заславская, 1982а, б), тогда как ее геоботаническая характеристика в современных публикациях отсутствует. В связи с этим автор сочла возможным представить к печати собранные и обобщенные ею материалы о растительных сообществах обширных тундровых территорий на севере нагорья. Пользуясь случаем, автор искренне благодарит В. В. Петровского за любезно предоставленные им геоботанические описания, послужившие основой данной работы, и за помощь в ее подготовке.

Анюйское нагорье расположено между низовьями р. Колымы на западе и Чаунской губой и Анадырским нагорьем на востоке. На юге оно граничит с Омолонским нагорьем, на севере выходит к побережью Восточно-Сибирского моря. Район представляет собой в основном низкогорья с высотами от 200 до 1000 м над ур. м., на фоне которых возвышаются несколько крупных горных массивов и гряд с высотами от 1000 до 1800 м над ур. м., ориентированных с северо-запада на юго-восток. На севере, северо-западе и северо-востоке района низкогорья переходят в слабоувалистые равнины, узкой полосой протянувшиеся вдоль побережья моря и расширяющиеся в дельтах рек Колымы и Раучуа. На территории распространены осадочные породы триасового и магматические образования мелового возрастов, среди которых гранитоиды занимают около 15, а эффузивы — около 5 % всей площади нагорья. В центре нагорья на довольно больших площадях на поверхность выходят палеозойские известьсодержащие породы. Именно здесь отмечены своеобразные флористические комплексы и специфические растительные сообщества.

Согласно схеме климатического районирования севера Дальнего Востока (Клюкин, 1970), территория тундровой части Анюйского нагорья располагается в двух климатических зонах: северная — в зоне «климата арктической пустыни и арктической тундры», соответствующей зоне избыточно влажного климата с очень холодным летом и умеренно суровой малоснежной зимой (по классификации А. А. Григорьева и М. И. Будыко, 1959); климат здесь умеренно-континентальный с крайне большой суровостью погоды. Центральная и южная части нагорья — в зоне «климата тундры и лесотундры (за пределами леса)», соответствующей зоне избыточно влажного климата с холодным летом и суровой малоснежной, (а на юго-востоке — суровой снежной) зимой; климат здесь резко континентальный с очень большой суровостью погоды. Естественно, это различие отражается на составе флоры и растительности разных частей нагорья. Именно в южных и юго-восточных районах тундровой части нагорья обильны бореальные и гипоарктические виды, на горных склонах появляются заросли крупных кустарников.

Растительный покров тундровой части нагорья довольно разнообразен. Наиболее богато представлены различные варианты горных кустарничковых тундр, занимающих наибольшие площади. Также многообразны по составу и структуре травяные сообщества (луга, болота, ксерофитные группировки и т. д.). Небольшие площади занимают здесь сообщества с кустарниковым ярусом, представленные в основном зарослями пойменных кустарников и кустарниковыми тундрами. Согласно В. Д. Александровой (1977), тундровая часть нагорья входит в состав Чукотской подпровинции Чукотско-Аляскинской провинции субарктических тундр, относящейся к тундровой геоботанической области. К северу от границы леса, образованной в нагорье сообществами с доминированием *Larix cajanderi*, *Populus suaveolens*, древовидными ивами и чозенией, последовательно сменяют друг друга различные зональные варианты тундр: южная, средняя и северная полосы субарктических тундр. Однако горный рельеф затушевывает зональные различия в растительном покрове и является причиной мозаичности растительности. Протяженность крупных горных поднятий с северо-запада на юго-восток и наличие крупных речных долин, ориентированных в основном в меридиональном направлении, обусловливает значительную извилистость границ подзональных выделов. Лишь в равнинной северной части нагорья зональные смены проявляются более четко. Высотная поясность растительного покрова в Анюйском нагорье на примере Пырканайского массива описана Б. А. Юрцевым (1974), который выделяет здесь 5 высотных полос (или подпоясов): 1) горных южных гипоарктических тундр; 2) горных типичных тундр; 3) горных арктических тундр; 4) высокогорных арктических тундр; 5) холодных высокогорных каменных пустынь. Однако такая поясность в тундровой части нагорья более или менее прослеживается только на одиночных горах среди равнин и возле границы леса.

Обзор растительных сообществ мы приводим начиная с различных типов тундровой растительности, наиболее распространенной на изученной территории и приуроченной к основному типу местообитаний нагорья — щебнистым и щебнисто-мелкоземистым горным склонам и плато, приморским равнинам.

Кустарниковые тундры. Не образуют непрерывной зональной полосы, а занимают отдельные, иногда значительные по площади участки в основном в районах, прилегающих к границе леса. Наиболее частыми вариантами кустарниковых тундр в нагорье являются ерниковые (с доминированием кустарниковой *Betula exilis* [1]) и ивовые (с *Salix krylovii*, *S. glauca*, *S. saxatilis*, *S. pulchra*, *S. recurvigemmis*, встречающимися в разных комбинациях и с разной степенью обилия). По днищам и бортам неширокихдолин ручьев чаще отмечаются ивовые тундры с господством *S. krylovii*, на пологих склонах и шлейфах сопок нередко преобладают группировки с обильной *S. glauca* (в кустарниковом ярусе), в полосах обогащенного основаниями стока обычны сообщества с обильной *S. recurvigemmis*, на речных террасах и у подножий щебнисто-мелкоземистых склонов иногда растет *S. saxatilis*, но наиболее часто эти экотопы заняты обширными зарослями *S. pulchra*. Сообщества с доминирующей *S. pulchra* вообще довольно широко распространены, нередко они чередуются с ерниковыми сообществами, образуя своеобразную мозаику кустарниковых тундр.

Ерниковые тундры встречаются по всему нагорью, исключая лишь окраины северных равнин. В южной части нагорья они обычны на речных террасах и нижних частях береговых склонов, в центре района — на дренированных участках пологих горных склонов и речных террасах, а в приморских районах — на южных пологих склонах увалов и холмов. Наиболее частым вариантом ерниковых тундр являются ерниковые лишайниково-моховые, имеющие, как правило, мелкобугорковый рельеф; поверхности бугорков обычно заняты лишайниками, в понижениях доминируют мхи. Общее проективное покрытие растений повсеместно 100 %. Высота кустарникового яруса колеблется от 40 до 80 см, проективное покрытие кустарников варьирует от 40 до 90 %. Кроме абсолютно преобладающей здесь *Betula exilis* в кустарниковом ярусе нередки *Salix pulchra*, *S. krylovii*, *S. saxatilis*, *S. fuscescens*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum*. В составе травяно-кустарничковых синузий, развивающихся в промежутках между зарослями кустарников, обычно доминируют *Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum subholarcticum*, *Arctous alpina* и нередки многие виды разнотравья: *Carex vaginata*, *Claytonia acutifolia*, *Stella-*

---

[1] Названия сосудистых растений приводятся по: Юрцев и др., 1979.

ria ciliatosepala, *Polemonium acutiflorum*, *Aconitum productum*, *Saxifraga nelsoniana*, *Pyrola grandiflora*, *Pedicularis labradorica*, *P. lapponica*, *Gentiana algida*, *Nardosmia frigida* и др. Мозаичный лишайниково-моховой ярус сплошной, толщиной 5—10 см. В нем доминируют *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*,[2] *Aulacomnium turgidum*, *Drepanocladus* sp. sp., *Ptilidium ciliare*, *Cetraria laevigata*, *C. cucullata*, *C. islandica* и др. Кроме рассмотренного типа ерниковых тундр имеется множество группировок, где *Betula exilis*, не являясь доминантом, играет заметную роль. Таковы ерниково-ивовые сообщества, варианты кочкарных тундр с *Eriophorum vaginatum* и др.

Ивовые тундры представлены несколькими вариантами моховых сообществ. Широко распространены тундры с господством *Salix krylovii*, которые обычны у водотоков, на речных террасах, у подножий нагорных террас и береговых склонов. В северной части нагорья эти ивняки приурочены к защищенным ложбинам и подножьям южных склонов. Высота кустарникового яруса от 50 до 100 см, проективное покрытие — от 40 до 80 %. В небольшом обилии в ярусе присутствуют *Salix pulchra*, *Betula exilis*, иногда *Salix hastata*, *S. glauca*. Основу травяного яруса составляют в основном злаки и разнотравье: *Poa arctica*, *P. pratensis*, *Trisetum spicatum*, *Hierochloë alpina*, *Anemone richardsonii*, *Aconitum productum*, *Gentiana glauca*, *Antennaria friesiana* и др. В напочвенном покрове господствуют мхи с примесью лишайников: *Polytrichum* sp. sp., *Dicranum* sp. sp., *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Cetraria islandica*, *C. cucullata*, *Cladonia macroceras*, *Stereocaulon* sp. sp. и др.

Широко распространены тундры с доминированием *Salix pulchra*, образующей разреженный, но вполне отчетливый ярус, сходные по структуре с восточноевропейскими редкоивняковыми тундрами. Такие сообщества развиты на выровненных участках увалов, днищах котловин, на горных террасах и невысоких плоских водоразделах (в южных районах нагорья). Структура и состав редкоивняковых тундр значительно варьируют, наиболее часто встречаются два варианта. а. Бугорковые травяно-кустарничковые редкоивняковые тундры, приуроченные главным образом к пологим склонам и шлейфам сопок. В кустарниковом ярусе, имеющем проективное покрытие 30—40 %, кроме *Salix pulchra* нередки *Betula exilis*, *Salix glauca*. В травяно-кустарничковом ярусе обильны *Vaccinium vitis-idaea*, *Dryas punctata*, или *Empetrum subholarcticum*, *Carex lugens* и обычны многие виды злаков, разнотравья и пушица: *Arctagrostis latifolia*, *Poa arctica*, *Eriophorum polystachyon*, *Polygonum tripterocarpum*, *Claytonia acutifolia*, *Anemone sibirica*, *Astragalus alpinus*, *Pedicularis sudetica*, *Senecio atropurpureus* и др. Мозаичный лишайниково-моховой покров (обычно сплошной) составляют обильные *Dicranum* sp. sp., *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum*, *Tomenthypnum nitens*, *Cetraria laevigata*, *C. islandica*, *C. cucullata*, *Cladonia alaskana*, *C. chlorophaea*, *C. pyxidata*, *C. macroceras*, *Stereocaulon paschale* и др.

б. Травяно-моховые редкоивняковые тундры развиты в сырых депрессиях, ложбинах и полосах стока. Кустарниковый ярус (15—25 % проективного покрытия) состоит из *Salix pulchra*, *S. fuscescens*, *S. lanata*, *Betula exilis*. В травяном ярусе обычно доминируют *Eriophorum polystachyon*, *Carex lugens* и нередки *Calamagrostis holmii*, *Poa arctica*, *Luzula nivalis*, *Saxifraga foliolosa*, *S. nelsoniana*, *S. cernua*, *Polemonium acutiflorum*, *Valeriana capitata*, *Nardosmia frigida* и др. В напочвенном покрове господствуют мхи: *Aulacomnium turgidum*, *Tomenthypnum nitens*.

Кустарничковые тундры. Абсолютно преобладают в безлесной части нагорья. Различные варианты кустарничковых тундр встречаются на всех высотных уровнях — от пойменных террас до вершин сопок, чем отчасти объясняется многообразие типов кустарничковых тундр. Состав этих сообществ заметно зависит от характера субстрата: на умеренно влажных суглинистых почвах в нижних частях горных склонов обычны полидоминантные кустарничковые тундры из *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Ledum decumbens*, *Empetrum subholarcticum*, *Arctous alpina*; на щебнисто-суглинистых дренированных склонах и невысоких вершинах сопок распространены дриадовые тундры с доминированием *Dryas punctata* или *D. incisa*, *Salix sphenophylla*, реже — *Arctous alpina* (в Илирнейском кряже также и *Rhododendron parvifolium*), а на более открытых и высоких участках со щебнистым грунтом — тундры с преобладанием *Salix phlebophylla*, *Dryas punctata*. На выходах карбонатных пород обычны тундры из *Dryas incisa*, *Arctous erythrocarpa*. Только в Илирнейском кряже обнаружены сообщества с содоминированием *Loiseleuria procumbens* и *Empetrum subholarcticum*. На северных склонах, в ложбинах и у снежников обычны группировки с доминированием *Cassiope tetragona*. Кроме того, кассиопея обильна и в полидоминантных кустарничковых тундрах на северных склонах. Постоянным компонентом кустарничковых тундр являются многочисленные виды трав, мхов и лишайников, соотношения которых сильно варьируют в пределах очень небольших участков.

---

[2] Названия мхов приводятся по: Абрамова и др. (1961); лишайники определены М. П. Андреевым.

Дриадовые тундры преобладают в нагорье и занимают щебнистые склоны, вершины и сухие участки речных террас и равнин — преимущественно на слабо заснеженных зимой местообитаниях. Лишайниковые дриадовые тундры развиты на вершинах и в верхних частях горных склонов. Иногда проективное покрытие этих сообществ достигает 100 %, но чаще встречаются пятнистые или куртинные варианты, где общее покрытие составляет 40—80 %. Дриады и лишайники образуют единый ярус, над которым возвышаются немногочисленные травянистые растения. Доминируют *Dryas punctata*, *Alectoria ochroleuca*, *A. nigricans*, *Cornicularia divergens*, *Bryoria nitidula*, *Cetraria nivalis*, реже *Cetraria chrysantha*, *C. islandica*; встречаются *Hierochloë alpina*, *Poa glauca*, *Festuca hyperborea*, *Carex rupestris*, *Luzula confusa*, *Silene stenophylla*, *Minuartia obtusiloba*, *Papaver microcarpum*, *Saxifraga funstonii*, *Draba nivalis*, *Potentilla uniflora*, *P. elegans*, *Astragalus kol'ymensis*, *Oxytropis czukotica*, *Pedicularis adamsii*, *P. amoena*, *Artemisia furcata* и др. Иногда здесь же можно встретить немногочисленные *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Salix phlebophylla*, *Betula exilis*, *Arctous alpina*.

Ивково-дриадовые тундры встречаются на невысоких вершинах водоразделов, прибровочных участках нагорных террас, на выпуклых склонах сопок, сухих речных и приморских террасах. Здесь с *Dryas punctata* содоминируют *Salix sphenophylla*, *S. phlebophylla*, шпалерная *S. glauca* (отмечаемые в обилии cop$_1$—sp), а в мохово-лишайниковой дернине рассеяны *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Empetrum subholarcticum*. Общее покрытие в этих тундрах — 50—70 %. На незадернованных участках поселяются *Hierochloë alpina*, *Trisetum spicatum*, *Festuca brachyphylla*, *F. auriculata*, *Polygonum viviparum*, *Cerastium beeringianum*, *Minuartia rubella*, *Anemone sibirica*, *Arnica frigida* и др. Мохово-лишайниковый ярус представлен в основном *Cetraria cucullata*, *C. islandica*, *C. tilesii*, *C. nivalis*, *C. laevigata*, *Thamnolia vermicularis*, *Alectoria ochroleuca*, *Rhacomitrium lanuginosum*, *R. canescens*, *Polytrichum* sp. sp., *Dicranum* sp. sp. и др.

Осоково-дриадовые тундры с господством *Carex lugens* и *Dryas punctata* занимают незначительные площади на невысоких плоских вершинах водоразделов, увалов, на пологих склонах сопок. Характерен мелкобугорковый рельеф. Покрытие осоки — 30—40 %, дриады — 40—50, а мхи и лишайники покрывают в совокупности 30—40 %; среди них обильны *Cetraria cucullata*, *C. richardsonii*, *C. nigricans*, *C. nivalis*, *C. laevigata*, *Cladonia sylvatica*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Dicranum* sp. sp., *Polytrichum* sp. sp., *Aulacomnium* sp. sp. и др.

Пятнистые разнотравно-дриадовые тундры нередки в полосах стока в средних частях склонов сопок и у подножий нагорных террас. Доминирует *Dryas punctata*, обильны многочисленные виды разнотравья: *Tofieldia coccinea*, *Minuartia macrocarpa*, *Gastrolychnis apetala*, *Draba pseudopilosa*, *Saxifraga hirculus*, *S. cernua*, *Astragalus umbellatus*, *Oxytropis czukotica*, *Lagotis minor*, *Pedicularis oederi*, *P. sudetica*, *Androsace chamaejasme*, *Nardosmia glacialis* и др., встречаются немногочисленные *Poa arctica*, *Deschampsia borealis*, *Festuca brachyphylla*, *Kobresia myosuroides*, *Carex fuscidula*, *Salix polaris*. Пятна незадернованного грунта составляют 20—45 % площади, по краям их обычны мхи: *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum* и незначительно представлены лишайники: *Cetraria cucullata*, *C. islandica*, *C. tilesii*, *Thamnolia vermicularis*. Вариантом этого типа тундр можно считать осочково-разнотравно-дриадовые тундры, развитые на выходах известняков и в полосах обогащенного основаниями стока, где доминируют *Dryas incisa*, редко *D. crenulata*, *D. octopetala* и мелкие осочки и кобрезии. Сомкнутость растительного покрова варьирует от 85 до 100 %. В травяно-кустарничковом ярусе кроме дриад обычны *Equisetum arvense*, *E. variegatum*, *Eriophorum triste*, *Kobresia sibirica*, *K. simpliciuscula*, *Carex atrofusca*, *C. misandra*, *C. macrogyna*, *C. vaginata*, *C. fuscidula*, *C. membranacea*, *Juncus triglumis*, *Salix reticulata*, *Polygonum bistorta*, *Minuartia stricta*, *Ranunculus affinis*, *Draba pilosa*, *D. micropetala*, *D. pseudopilosa*, *Hedysarum dasycarpum*, *Senecio frigidus*, *S. resedifolius* и др.

Смешаннокустарничково-дриадовые тундры обычны на дренированных участках в нижних частях горных склонов и на сухих речных террасах. Сплошной покров образуют господствующая *Dryas punctata* или *D. incisa* и шпалерные *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Empetrum subholarcticum*, *Salix sphenophylla*, *Arctous alpina*. В травяно-кустарничковом ярусе обычны *Calamagrostis lapponica*, *Poa pratensis*, *Festuca altaica*, *Carex podocarpa*, *C. melanocarpa*, *C. vaginata*, *Hierochloë alpina*, *Claytonia acutifolia*, *Anemone sibirica*, *Stellaria ciliatosepala*, *Saxifraga nelsoniana*, *S. funstonii*, *S. cernua*, *Parrya nudicaulis*, *Pedicularis lapponica*, *Antennaria friesiana* и др. Мхи и лишайники представлены незначительно: *Dicranum* sp. sp., *Aulacomnium turgidum*, *Rhacomitrium lanuginosum*, *Polytrichum* sp. sp., *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Thamnolia vermicularis*, *Cetraria cucullata*, *C. nigricans* и др.

Кассиопеевые (смешаннокустарничковые и дриадово-кассиопеевые) моховые тундры встречаются на северных склонах и у подножий нагорных террас на склонах неюжных экспозиций. Доминирует *Cassiope tetragona* (20—40 %) (иногда вместе с *Dryas punctata*), обычны *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Ledum decumbens*, *Empetrum subholarcticum*, *Salix phlebophylla*, *S. reticulata*, редко *Betula exilis*. В травяном ярусе отмечаются (sp—sol.) *Senecio atropurpureus*, *Artemisia arctica*, *Saussurea tilesii*, *Valeriana capitata*, *Novosieversia glacialis*, *Acomastylis rossii*, *Pedicularis langsdorffii* и др. Моховый и часто лишайниково-моховый ярус сплошной, состоит из обильных *Aulacomnium turgidum*, *Tomenthypnum nitens*, *Drepanocladus* sp. sp., *Cladonia* sp. sp., *Cetraria* sp. sp., *Dactylina ramulosa* и др. Варианты смешаннокустарничковых тундр без участия дриады часто встречаются на выходах кислых пород (гранитоидах), иногда на сухих речных террасах. Наиболее обычны разнотравно-шикшевые тундры, флористический состав которых сравнительно беден; кроме *Empetrum subholarcticum* (с проективным покрытием 30—50 %) здесь отмечаются *Vaccinium vitis-idaea*, *Arctous alpina*, *Diapensia obovata*, а на крайнем юго-востоке нагорья (Илирнейский кряж) их заменяет обильная *Loiseleuria procumbens*, дающая до 35 % покрытия. Пятна открытого грунта занимают 15—35 % площади, на них обычны *Hierochloë alpina*, *Festuca brachyphylla*, *Juncus biglumis*, *Luzula confusa*, *Lloydia serotina*, *Salix polaris*, *Cerastium beeringianum*, *Saxifraga punctata*. Нередко в заметном обилии (до cop$_1$) присутствуют мхи: *Polytrichum alpinum*, *Polytrichum* sp. sp., *Dicranum undulatum*, *Dicranum* sp. sp. и др.

Травяные тундры. Представлены в нагорье большим разнообразием осоковых и пушицевых сообществ.

Кочкарные пушицевые тундры с господством *Eriophorum vaginatum* широко распространены на равнинах, плоских вершинах невысоких водоразделов, пологих склонах сопок, днищах межгорных котловин и речных долин. Пушица образует кочки высотой до 30—50 см и имеет покрытие 60—80 %. В травяном ярусе нередки *Arctagrostis arundinacea*, *Poa arctica*, *Calamagrostis holmii*, *Eriophorum polystachyon*, *Carex lugens*, *Polygonum tripterocarpum*, *Claytonia acutifolia*, *Polemonium acutiflorum*, *Saxifraga nelsoniana*, *S. foliolosa*, *Pedicularis sudetica*, *P. lapponica*, *Valeriana capitata*, *Nardosmia frigida* и др., иногда присутствуют *Betula exilis* и *Salix pulchra*, а на более дренированных участках присоединяются брусника и шикша. Из мхов обильны *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum*, *Drepanocladus* sp. sp., *Dicranum* sp. sp., *Sphagnum* sp. sp., изредка встречаются немногочисленные цетрарии.

Кочкарные осоковые тундры с *Carex lugens* встречаются на тех же элементах рельефа, что и пушицевые тундры, но занимают более дренированные участки с меньшей заснеженностью зимой и поднимаются на бóльшие высотные уровни в горах. Кочки высотой 10—30 см, образованные этой осокой, покрыты мхами и лишайниками, среди которых обильны *Cetraria nivalis*, *C. cucullata*, *C. laevigata*, *C. islandica*, *Thamnolia vermicularis*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum*, *Tomenthypnum nitèns*, *Polytrichum alpinum*, *Cladonia cornuta*, *C. alaskana* и др. Кроме *Carex lugens*, имеющей покрытие 35—75 %, в травяном ярусе присутствуют *Eriophorum vaginatum*, *Arctagrostis arundinacea*, *Hierochloë alpina*, *Festuca brachyphylla*, *Carex vaginata*, *Stellaria ciliatosepala*, *Pedicularis lapponica*, *P. labradorica*, *Artemisia arctica*, *Senecio tundricola* и др. Нередки здесь кустарнички (брусника, шикша), иногда встречаются и кустарники (*Salix pulchra*, *S. fuscescens*, *Betula exilis*). Обилие кустарников особенно возрастает в полосах контакта с кустарниковыми и лесными сообществами. Встречаются также варианты смешанных кочкарных тундр, где *Carex lugens* и *Eriophorum vaginatum* растут вперемежку.

Сырые травяные моховые тундры с господством осок, пушиц, злаков и обильным моховым покровом часто встречаются в нагорье. В полосах стока на пологих склонах гор и на слабодренированных участках речных террас обычны сырые пушицевые моховые тундры, образованные *Eriophorum polystachyon* (проективное покрытие до 60—70 %), *E. russeolum*, *Arctagrostis latifolia*, *A. arundinacea*. В нижних частях горных склонов и в депрессиях на нагорных и речных террасах часто отмечаются осоково-пушицевые моховые тундры, где доминируют *Carex stans* и *Eriophorum polystachyon*, а в приозерных низинах, на днищах широких речных долин и в приморских низинах почти повсеместно встречаются осоково-пушицево-злаковые моховые тундры, где преобладают *Eriophorum polystachyon*, *Carex stans*, *C. rotundata*, *C. chordorrhiza*, *C. rariflora*, *Arctagrostis arundinacea*, *A. latifolia*, *Alopecurus alpinus*, очень обильны *Carex podocarpa*, *Dupontia fisheri*, *Eriophorum scheuchzeri*, *E. russeolum*, *Poa pratensis*, нередки *Carex saxatilis*, *Luzula wahlenbergii*, *Salix fuscescens*, *Rumex arcticus*, *Caltha arctica*, *Stellaria crassifolia*, *Epilobium palustre*, *E. davuricum*, *Polemonium acutiflorum*, *Pedicularis sudetica*, *P. pennellii*, *Senecio congestus* и др. Моховой покров сплошной, довольно мощный, составлен преимущественно гигрофильными видами *Drepanocladus* sp. sp., *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum* sp. sp. и др.

Редкотравные тундры. Занимают небольшие площади в нагорье и объединяют растительные сообщества, занимающие местообитания с наиболее жесткими условиями среды — крутые открытые щебнистые и каменистые склоны сопок, каменистые вершины гор, общее проективное покрытие растений в которых редко превышает 15 %. Основу растительного покрова таких тундр составляют вместе с накипными лишайниками небольшие дернинки мхов и лишайников и миниатюрные травянистые растения, не образующие сомкнутого покрова. Редкотравные тундры среднего пояса гор (500—1000 м над ур. м.) довольно разнообразны по составу: на северных склонах здесь обычны (в обилии sp—sol) *Poa arctica*, *P. pseudoabbreviata*, *Festuca hyperborea*, *Luzula nivalis*, *L. confusa*, *Salix polaris*, *Oxyria digyna*, *Polygonum viviparum*, *Cerastium beeringianum*, *Minuartia macrocarpa*, *Cardamine bellidifolia*, *Papaver anjuicum*, *Saxifraga cernua*, *S. tenuis*, *S. serpyllifolia*, *S. eschscholtzii*, *Potentilla elegans*, *Novosieversia glacialis*, *Oxytropis czukotica*, *Cassiope tetragona*, *Diapensia obovata*, *Artemisia arctica*, *Taraxacum arcticum* и др. На южных склонах встречаются в обилии (sp) *Woodsia ilvensis*, *Selaginella sibirica*, *Poa glauca*, *P. malacantha*, *Festuca auriculata*, *Carex rupestris*, *Kobresia myosuroides*, *Minuartia obtusiloba*, *Silene stenophylla*, *Ranunculus grayi*, *Papaver microcarpum*, *P. paucistaminum*, *Ermanya parryoides*, *Draba nivalis*, *Saxifraga funstonii*, *S. nivalis*, *Potentilla crebridens*, *P. uniflora*, *Oxytropis czukotica*, *Eritrichium tschuktschorum*, *Pedicularis adamsii*, *Artemisia glomerata*, *Crepis nana*, *C. chrysantha*, *Dryas punctata* и др. В верхнем поясе гор число видов резко падает, характер их расселения уже меньше зависит от экспозиции местообитания. Наиболее часты здесь *Poa pseudoabbreviata*, *P. paucispicula*, *Festuca hyperborea*, *Luzula confusa*, *Lloydia serotina*, *Polygonum viviparum*, *Stellaria edwardsii*, *Ranunculus pygmaeus*, *R. nivalis*, *Papaver* sp., *Draba fladnizensis*, *Saxifraga cernua*, *Novosieversia glacialis*, *Nardosmia glacialis*, *Saussurea tilesii* и др. Вместе с травянистыми растениями обычны *Thamnolia vermicularis*, *T. subuliformis*, *Cornicularia divergens*, *Alectoria ochroleuca*, *A. nigricans*, *Bryoria nitidula*, *Cetraria nivalis*, *C. cucullata*, *C. laevigata*, *Cladina arbuscula*, *Sphaerophorus globosus*, *Polytrichum alpinum* и др. Обилие накипных лишайников варьирует в зависимости от степени заснеженности местообитания и размеров камней и щебня.

Далее приводится краткая характеристика остальных типов сообществ, не играющих большей частью существенной роли в сложении растительного покрова района, приуроченных к условиям, по всем показателям отличающимся от основного типа местообитаний нагорья: местам снежных забоев, депрессиям рельефа, защищенным ложбинам, укрытиям и т. п.

Кустарниковые сообщества. Представлены в нагорье несколькими вариантами, распространенными в различных местообитаниях и образованными несколькими видами крупных (а не низкорослых, как в кустарниковых тундрах) кустарников — ерником, ольхой и ивами. Сообщества кустарников в отличие от кустарниковых тундр, кроме разницы в высоте и составе кустарникового яруса, не имеют и мощного мохово-лишайникового яруса, который здесь если и представлен, то не образует сколько-нибудь единую дернину.

Ерники, образованные *Betula middendorffii*, очень редко встречаются за пределами горнотаежных территорий нагорья и приурочены только к защищенным участкам южных склонов гор поблизости от границы леса. Структура этих сообществ сходна со структурой нижних ярусов лиственничных редин, занимающих южные склоны гор у границы леса. Высота кустарников *B. middendorffii* 60—150 см, проективное покрытие 40—80 %. Кроме березки Миддендорфа в кустарниковом ярусе нередки *Betula exilis*, *Salix krylovii*, *S. pulchra*. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Festuca altaica*, *Calamagrostis lapponica*, *Poa pratensis*. Напочвенный ярус образован преимущественно мхами: *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Drepanocladus* sp. sp., *Aulacomnium turgidum* и др., с примесью лишайников: *Cetraria islandica*, *C. cucullata*, *Cladonia macroceras*, *C. pyxidata*, *C. fimbriata*, *Dactylina arctica*, *D. ramulosa* и др.

Ольховники с господством *Alnus fruticosa* довольно обычны в южных районах нагорья в защищенных лощинах вдоль горных ручьев и у подножий горных склонов, обращенных в речные долины. В юго-восточной части нагорья ольховники встречаются также и на щебнистых склонах сопок неюжных экспозиций. Высота кустарников *A. fruticosa* колеблется от 1 до 2 м, проективное покрытие его достигает 35—60 %. Сообщества ольховника на склонах сопок имеют парковый облик, а в лощинах и у подножий сопок это довольно густые заросли. На прогалинах обычны и иногда обильны *Salix pulchra*, *S. krylovii*, реже *S. glauca* и *S. lanata*, *Betula exilis*. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Ledum decumbens*, *Empetrum subholarcticum*, *Cassiope tetragona*, *Carex lugens*, *C. vaginata*, *Arctagrostis arundinacea*, *Calamagrostis holmii* и др. В напочвенном покрове обильны зеленые мхи: *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum*, *Tomenthypnum nitens*, *Dicranum* sp. sp. и др., с небольшим участием лишайников: *Cetraria* sp. sp., *Cladonia* sp. sp., и др.; иногда у подножий сопок отмечается сплошной покров из сфагновых мхов.

Пойменные ивняки часто полидоминантны. Наиболее обычными и обильными видами являются *Salix anadyrensis*, *S. boganidensis*, *S. alaxensis*, *S. schwerinii*, реже — *S. hastata*, *Alnus fruticosa*, *S. krylovii*. Высота кустарников колеблется от 1 до 3 м. В зависимости от возраста аллювия состав этих сообществ широко варьирует. В кустарниковом ярусе часто отмечаются *Pentaphylloides fruticosa*, *Ribes triste*, *Spiraea beauverdiana*, *Rosa acicularis*. Травяно-кустарничковый ярус представлен в основном злаками и разнотравьем, реже — кустарничками: *Poa pratensis*, *Festuca altaica*, *Calamagrostis purpurea*, *Bromus pumpellianus*, *Roegneria confusa*, *R. borealis*, *R. macroura*, *Rumex graminifolius*, *Aconitum productum*, *Potentilla stipularis*, *Dryas grandis*, *Astragalus frigidus*, *Hedysarum hedysaroides*, *Oxytropis vassilczenkoi*, *Chamerion latifolium*, *Polemonium acutiflorum*, *Erigeron politus*, *Tanacetum boreale*, *Arnica iljinii* и др., нередко образующими на прогалинах густой травостой, характерный для пойменных лугов. Пойменные ивняки очень обычны в южной части нагорья, в северных же районах встречаются только в долинах крупных рек, защищенных от северных ветров.

Разнотравные ивняки с доминированием *Salix lanata*, *S. recurvigemmis* и *Betula extremiorientalis*. Ярус этих кустарников имеет высоту 40—100 см и проективное покрытие 25—50 %. В травяно-кустарничковом ярусе обильны многие виды злаков, осок и разнотравья: *Equisetum arvense*, *Poa pratensis*, *Kobresia simpliciuscula*, *Carex misandra*, *C. atrofusca*, *C. vaginata*, *C. fuscidula*, *Tofieldia coccinea*, *Polygonum bistorta*, *Papaver paucistaminum*, *Parrya nudicaulis*, *Hedysarum dasycarpum*, *Saxifraga hieracifolia*, *S. hirculus*, *Lagotis minor*, *Salix reticulata*, *Pedicularis oederi*, *P. sudetica*, *P. sceptrum-carolinum*, *Senecio frigidus*, *S. resedifolius*, *Arctous erythrocarpa*, *Dryas incisa* и др. В напочвенном покрове обильны мхи: *Aulacomnium turgidum*, *Tomenthypnum nitens*, *Rhytidium rugosum*, *Thuidium abietinum*, *Dicranum* sp. sp. и др., лишайники: *Cetraria cucullata*, *C. islandica*, *C. chrysantha*, *C. tilesii*, *C. nivalis*, *Cladonia macroceras*, *C. pyxidata* и др. Сообщества этого типа отмечаются на выходах известняков и в полосах обогащенного стока.

Болота. Представлены полигонально-валиковыми и полигональными болотами, которые широко распространены только на приморских равнинах. В мочажинах господствуют *Carex stans*, *C. rotundata*, *C. rariflora* вместе с гигрофильными мхами *Calliergon* sp. sp., *Drepanocladus* sp. sp. и др. Обильны *Hierochloë pauciflora*, *Pedicularis pennellii*, на валиках преобладают *Salix fuscescens*, *S. sphenophylla*, *Ledum decumbens*, *Rubus chamaemorus*, редко *Betula exilis*. Ложбинки вдоль валиков заняты *Caltha arctica*, *Carex stans*. Полигональные болота отличаются от рассмотренных только отсутствием валиков. В южных районах нагорья у подножия горных склонов развиты узкие полосы сфагновых болот с незначительным покровом из кустарников, кустарничков и травяных растений, среди которых наиболее обильны *Ledum decumbens*, *Andromeda polifolia*, *Chamaedaphne calyculata*, *Vaccinium uliginosum*, *Rubus chamaemorus*, *Pinguicula villosa*, *Pedicularis sudetica*, *Ranunculus lapponicus*, *Saxifraga foliolosa*, *Comarum palustre*.

Луга. Сообщества лугового типа довольно разнообразны и встречаются по всему нагорью.

Приморские луга (лайды) с доминированием *Carex subspathacea* и участием *C. glareosa*, *C. stans*, *Puccinellia phryganodes*, *P. tenella*, *Calamagrostis deschampsioides*, *Dupontia psilosantha*, *Stellaria humifusa*, *Honkenya peploides*, *Dendranthema hultenii* развиты на морском побережье в приливной полосе. Общее покрытие в этих сообществах составляет 40—70 %. Кроме того, там же встречаются дюпонциевые луга с почти чистыми зарослями *Dupontia fisheri* и *D. psilosantha*.

Приснежниковые луга развиты в местах снежных забоев на различных элементах рельефа. Состав их очень разнообразен, особенно на южных склонах, и обусловлен продолжительностью залеживания снега в теплое время года. Проективное покрытие составляет 80—100 %. Доминирует мезофильное разнотравье, преобладают *Alopecurus alpinus*, *Trisetum spicatum*, *T. sibiricum*, *Poa pratensis*, *Festuca cryophila*, *Carex podocarpa*, *C. tripartita*, *Luzula multiflora*, *Hedysarum hedisaroides*; обильны (sp) *Ranunculus turneri*, *R. nivalis*, *R. sulphureus*, *R. pygmaeus*, *Papaver paucistaminum*, *P. lapponicum*, *Cardamine pratensis*, *Draba juvenilis*, *Saxifraga hyperborea*, *S. hirculus*, *S. hieracifolia*, *Potentilla hyparctica* s. l., *Gentiana glauca*, *Myosotis asiatica*, *Senecio tundricola*, *Taraxacum sibiricum*, *Artemisia arctica* и др.

Пойменные луга широко встречаются по всему нагорью на террасах рек, ручьев, берегах проток и водоемов. Это преимущественно разнотравно-злаковые луга с господством *Calamagrostis purpurea*, *Alopecurus alpinus*, *Arctagrostis arundinacea*, *Poa pratensis*, *Roegneria borealis*, *R. macroura*, *Leymus interior*, *Festuca altaica*, *F. rubra*, *Hedysarum hedysaroides*, *Pulsatilla dahurica*, *Arnica iljinii* и обильными (sp) *Bromus pumpellianus*, *Aconitum productum*, *Astragalus alpinus*, *A. schelichovii*, *A. frigidus*, *Potentilla stipularis*, *Veratrum oxysepalum*, *Rumex graminifolius*, *Oxytropis ochotensis*, *O. vassilczenkoi*, *Galium boreale*, *Erigeron politus* и др. Проективное покрытие варьирует в таких лугах от 30 до 80%.

Гигрофитные травяные сообщества. Довольно редко встречаются в нагорье по низким берегам водоемов и проток рек. Преобладает *Arctophila fulva* (к которой в южных районах присоединяются *Carex rostrata* и *C. appendiculata*) и довольно обильны (cop_1—sp) *Carex stans*, *Equisetum fluviatile*, *Hippuris vulgaris*, *Sparganium minimum*, *Ranunculus pallasii*, *R. gmelinii*, *Comarum palustre*, *Stellaria crassifolia*, *Calamagrostis purpurea* и др. Общее проективное покрытие варьирует от 40 до 70 %.

Ксерофитные травяные сообщества. Под этим названием мы объединяем различные травяные сообщества с господством ксерофильных трав, образующих разнотравные, осочково-разнотравные, кобрезиевые и злаковые сообщества, развитые на сухих теплых южных склонах сопок, на остепненных береговых склонах, на сухих участках надпойменных террас рек (степные, тундростепные, криоксерофитные, криофильно-степные и т. д. сообщества по Б. А. Юрцеву, 1974, 1981). Обычно эти сообщества полидоминантны, состав их очень разнообразен и представлен в основном видами ксерофильного разнотравья. Общее проективное покрытие в них редко достигает 50 %. В разнотравных сообществах доминируют полыни (*Artemisia kruhsiana*, *A. tilesii*, *A. glomerata*, *A. furcata*, *A. arctica*) и *Dracocephalum palmatum*, *Arenaria tschuktschorum*, *Minuartia obtusiloba*, *Thymus oxyodontus*, *Lychnis sibirica*; обильны *Alyssum obovatum*, *Pulsatilla multifida*, *Aster alpinus*, *Saxifraga funstonii* и др. Сухие осочково-разнотравные группировки образованы *Carex rupestris*, *C. obtusata*, *C. duriuscula*, *C. pediformis*, *C. melanocarpa*, *C. supina* subsp. *spaniocarpa*, *Selaginella sibirica*, *Poa glauca*, *Phlojodicarpus villosus*, *Aster alpinus* и др. В кобрезиевых и злаковых ксерофитных ценозах преобладают (cop$_1$—sp) *Kobresia myosuroides*, *Helictotrichon dahuricum*, *Festuca lenensis*, *F. auriculata*, *F. altaica*, *F. brachyphylla*, *Calamagrostis purpurascens*, *Poa glauca*, *Bromus pumpellianus*, *Roegneria borealis*, *R. villosa*, *R. macroura*, *Leymus interior* и др. Кроме того, во всех этих сообществах нередко обильны *Allium strictum*, *Poa sibirica*, *Koeleria asiatica*, *Polygonum laxmannii*, *Minuartia rubella*, *Arenaria capillaris*, *Dianthus repens*, *Papaver microcarpum*, *Draba cinerea*, *Potentilla arenosa*, *Chamerion angustifolium*, *Cnidium cnidiifolium*, *Galium verum*, *Lychnis sibirica*, *Saxifraga funstonii*, *Papaver microcarpum*, *Castilleja jukonis*, *Arnica iljinii*, *Crepis chrysantha* и др. Мохово-лишайниковый ярус в этих сообществах обычно не выражен.

Растительность скал, осыпей. По составу видов очень близка к редкотравным и ксерофитным сообществам, однако не образует сколько-нибудь заметного сомкнутого покрова, а представляет собой (подчас единичные) латки, пятна, куртины и отдельные экземпляры растений, не создающие какого-либо рисунка или структуры, повторяющейся неоднократно. Это открытые группировки петрофитов и других растений скалистых выходов горных пород и осыпей между ними, встречающиеся на различных элементах рельефа — от речных долин до вершин сопок. Наиболее обычны в них *Dryopteris fragrans*, *Woodsia ilvensis*, *Cystopteris fragilis*, *Festuca brachyphylla*, *Poa glauca*, *P. arctica*, *Hierochloë alpina*, *Roegneria* sp. sp., *Silene stenophylla*, *Artemisia arctica*, *A. kruhsiana*, *Dicentra peregrina*, *Ermanya parryoides*, *Polygonum laxmannii*, *Rhodiola atropurpurea*, *Potentilla nivea*, *P. anachoretica*, *P. arenosa*, *P. uniflora*, *Arenaria capillaris*, *A. tschuktschorum*, *Aster alpinus*, *Crepis nana* и многие другие. Скалистые останцы часто являются прибежищем многих редких и даже эндемичных растений в нагорье.

Прибрежно-водная растительность. Водных растений очень мало, нигде в нагорье они не играют сколько-нибудь заметной роли в сложении растительного покрова. Кроме зарослей *Arctophila fulva*, *Carex rostrata*, *Hippuris vulgaris*, *Ranunculus pallasii*, изредка отмечающихся по краям водоемов в основном в южных районах нагорья, в прибрежной полосе иногда отмечаются в небольшом обилии (sp—sol) *Ranunculus gmelinii*, *R. reptans*, *R. hyperboreus*, *Potamogeton subretusus*, *P. subsibiricus*, *Sparganium minimum*, *S. hyperboreum*, *Hippuris tetraphylla*, *Utricularia vulgaris*, *U. intermedia*, *U. minor*, *Batrachium trichophyllum* и др. В южных районах нагорья число водных видов увеличивается за счет появления многих бореальных растений: *Callitriche palustris*, *Myriophyllum verticillatum*, *Potamogeton alpinus* subsp. *tenuifolius*, *P. berchtoldii*, *Caltha natans* и др.

Растительность нарушенных местообитаний. Характерна для участков с нарушенным естественным растительным покровом, почвами, субстратом, вызванными различными причинами: антропогенными, пирогенными, зоогенными и т. д. Развиты разнотравные, разнотравно-злаковые и злаковые группировки, флористический состав которых очень разнообразен. У нор грызунов обычны *Agrostis trinii*, *Bromus pumpellianus*, *Poa glauca*, *Festuca brachyphylla*, *Poa pratensis*, *Roegneria* sp. sp. с богатым набором видов разнотравья; по колеям старых дорог обильно разрастаются злаки: *Arctagrostis arundinacea*, *Poa pratensis*, *P. arctica*, *Deschampsia sukatschewii*, *Alopecurus alpinus*, *Calamagrostis holmii*, *C. lapponica*, *Trisetum spicatum* и др., образующие иногда густые заросли (до 70 % проективного покрытия). На старых гарях обильны те же злаки с бо́льшим участием разнотравья (cop$_3$—sp): *Chamerion angustifolium*, *Epilobium palustre*, *Luzula multiflora*, *Astragalus alpinus*, *Artemisia tilesii*, *Erigeron politus* и др. Очень разнообразен состав растений, заселяющих отработанные полигоны горных работ, обочины насыпных дорог, щебнисто-галечных взлетно-посадочных полос. В подавляющем большинстве это виды местной флоры, количество сорных и заносных растений ничтожно. Набор видов на отдельных участках определяется в основном их положением в рельефе и зависит от окружающей растительности. Обычны многие виды злаков из родов *Agrostis*, *Arctagrostis*, *Calamagrostis*, *Roegneria*, *Poa*, *Leymus*, *Festuca*, *Trisetum*, *Alopecurus* и др.; гвоздичных: *Stellaria ciliatosepala*, *Minuartia rubella*, *Gastrolychnis affinis* и др.; крестоцветных: *Descurainia sophioides*, *Rorippa palustris*, *Erysimum pallasii*, *Draba hirta*, и др.; бобовых: *Astragalus alpinus*, *A. schelichovii*, *Oxytropis vassilczenkoi* и др. Постоянно встречаются *Chamerion angustifolium*, *Ch. latifolium*, *Artemisia tilesii*, *A. kruhsiana*, *Tanacetum boreale*, *Luzula multiflora*, *Senecio congestus* и др. Сомкнутость травяного покрова на этих участках не превышает 50 %, большая часть из них представляет собой открытые пионерные группировки.

Завершая обзор основных типов и вариантов растительности тундровой части Анюйского нагорья, отметим, что очерк не охватывает всего разнообразия растительных сообществ района. Характеристике редких и специфических фитоценозов будет посвящена отдельная работа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова А. Л., *Савич-Любицкая Л. И.*, *Смирнова З. Н.* Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 714 с. — *Александрова В. Д.* Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л.: Наука, 1977. 188 с. — *Аргентов А. И.* О растениях, употребляемых в пищу в приполярной полосе Якутской области // Акклиматизация. 1862. Т. 3, вып. 8. С. 337—357. — *Врангель Ф. П.* Путешествие по северным берегам Сибири и Ледовитому океану, совершенное в 1820—1824 гг. экспедицией под начальством флота лейтенанта Ф. П. Врангеля. М.: Изд-во Главсевморпути, 1948. 456 с. — *Григорьев А. А.*, *Будыко М. И.* Классификация климатов СССР // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1959. Т. 23, № 3. С. 3—18. — *Заславская Т. М.* Изучение флоры Анюйского нагорья (Западная Чукотка) // Бот. журн. 1982а. Т. 67, № 2. С. 185—195. — *Заславская Т. М.* Флора тундровой части Анюйского нагорья (Западная Чукотка): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1982б. 23 с. — *Клюкин Н. К.* Климат // Север Дальнего Востока. М.: Наука, 1970. С. 101—132. — *Леонтьев Ф. С.* Основные черты распределения растительности в полярной долине р. Омолона // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1947. Т. 52, вып. 6. С. 63—73. — *Леонтьев Ф. С.* Северный предел распространения лиственных древесных пород на Омолонско-Чукотском Дальнем Востоке // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1948. Т. 53, вып. 4. С. 79—82. — *Леонтьев Ф. С.* В просторах Заполярья. М.: ГИГЛ, 1956. 182 с. — *Леонтьев Ф. С.* Под солнцем Севера. М.: ГИГЛ, 1962. 230 с. — *Майдель Г. К.* Путешествие по северо-восточной части Якутской области в 1868—1870 гг., выполненное по поручению генерал-губернатора Восточной Сибири и Восточно-Сибирского отдела Императорского Русского Географического общества // Зап. Импер. Акад. Наук. СПб., 1894. Т. 74, прил. I, № 3. 559 с. — *Русские* арктические экспедиции XVII—XX вв. Л.: Гидрометеоиздат, 1964. 232 с. — *Юрцев Б. А.* Ботанико-географические исследования на западной и центральной Чукотке в 1964—1966 гг. // Бот. журн. 1967. Т. 52, № 7. С. 1031—1043. — *Юрцев Б. А.* Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 7. С. 945—964. — *Юрцев Б. А.* Проблемы ботанической географии северо-восточной Азии. Л.: Наука, 1974. 159 с. — *Юрцев Б. А.* Реликтовые степные комплексы северо-восточной Азии (Проблемы реконструкции криоксеротических ландшафтов Берингии). Новосибирск: Наука, 1981. 168 с. — *Юрцев Б. А.*, *Петровский В. В.*, *Коробков А. А.* и др. Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры. 1, 2 // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84, вып. 5. С. 111—122; вып. 6. С. 74—83.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 9 I 1989.

УДК 581.553 : 634.733

В. В. Шутов

О ДИНАМИКЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *VACCINIUM MYRTILLUS* (*ERICACEAE*)

V. V. SHUTOV. ON DYNAMICS OF *VACCINIUM MYRTILLUS* (*ERICACEAE*) COENOPOPULATIONS

Анализируются материалы стационарных наблюдений за динамикой численности парциальных кустов и возрастной структуры ценопопуляций черники в 1982—1986 гг. в 7 лесных ассоциациях подзоны южной тайги. Рассмотрены флуктуационный и сукцессивный типы динамики ценопопуляций и определяющие их экологические факторы.

Ранее в ряде статей (Шутов, 1980, 1984, 1985) нами изложены результаты изучения в различных лесных ассоциациях возрастной структуры и численности парциальных кустов черники обыкновенной *Vaccinium myrtillus* L. в зависимости от уровня ее плодоношения. Настоящее сообщение посвящено малоизученным вопросам динамики ценопопуляций черники.

Цель наших исследований — изучение характера динамики численности парциальных кустов и возрастной структуры ценопопуляций черники под влиянием различных экологических факторов в типичных для подзоны южной тайги ассоциациях. Полевые работы проводили в 1982—1986 гг. в Костромском и Судиславском районах Костромской обл., относящихся к подзоне южной тайги. Было заложено 120 стационарных учетных площадок 50×50 см на 40 пробных площадях размером от 0.1 до 0.3 га в 7 лесных ассоциациях: ельник кислично-черничный; сосняки кислично-черничный, бруснично-черничный, чернично-зеленомошный, чернично-долгомошный и чернично-сфагновый; березняк чернично-вейниковый. Из 40 пробных площадей 14 находились на свежих и возобновившихся вырубках ельника кислично-черничного, 10 — на объектах гидролесомелиорации 1967 г. сосняков чернично-сфагновых, 16 — в типичных для подзоны южной тайги местообитаниях черники в ельниках, сосняках, березняках черничных с 40—80-летними древостоями. Учетные площадки размещались в плотных куртинах со 100%-ным проективным покрытием черники. Ежегодно в период цветения черники на учетных площадках подсчитывали число ее парциальных кустов и определяли их возрастной состав (Шутов, 1982, 1983; Соколова, 1987). За отдельный куст принимали все образованные выходом столонов на поверхность почвы парциальные кусты черники, включая кусты, образованные побегами первого порядка, но при условии четкой обособленности базальных частей кустов друг от друга. Парциальные кусты черники подразделяли на возрастные группы: ювенильные (*j*); молодые (v_1) и взрослые (v_2) виргинильные; молодые (g_1), зрелые (g_2) и старые (g_3) генеративные; субсенильные (*ss*) и сенильные (*s*). Динамику ценопопуляций черники оценивали показателями варьирования общей численности (C_1, %) и численности генеративных (C_2, %) кустов, среднего количества кустов на учетной площадке: ежегодно вновь появляющихся (*A*, шт./0.25 м^2), отмирающих (*B*, шт./0.25 м^2) и изменяющих свое возрастное состояние (*H*, шт./0.25 м^2).

Годы исследований характеризовались разными погодными условиями: 1982 — теплой и многоснежной зимой, поздней, умеренно теплой и сухой весной, холодным (с выпадением снега) июнем и умеренными июлем и августом, теплым сентябрем и холодными со снегопадами октябрем и ноябрем; 1983 — теплой с умеренными осадками зимой, ранней, теплой и сухой весной, холодным и дождливым июнем, умеренными июлем и августом, теплой и сырой осенью; 1984 — теплой и малоснежной зимой, ранней, теплой и сухой весной, умеренно теплым и влажным летом, теплыми и влажными сентябрем и октябрем, морозным (до —33 °С) и малоснежным ноябрем; 1985 — холодной и многоснежной во второй своей половине зимой, поздней, холодной и влажной весной, умеренно теплым и влажным летом, умеренными сентябрем и октябрем, морозным (до —29 °С) и малоснежным ноябрем; 1986 — холодной и многоснежной зимой, ранней, умеренно теплой и сухой весной, холодным и очень дождливым летом, умеренной осенью.

В каждой ассоциации под влиянием эколого-фитоценотических факторов создается своя оптимальная численность парциальных кустов черники (Шутов, 1984). С течением времени она претерпевает изменения, связанные с процессами возобновления и отмирания кустов. В типичных для подзоны южной тайги местообитаниях черники в 60—80-летних ельниках, сосняках и 40—50-летних березняках изменения численности кустов оказались небольшими (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Динамика ценопопуляций черники в разных растительных ассоциациях в 1982—1986 гг.

Ассоциация	Показатели динамики				
	C_1	C_2	A	B	H
Ельник кислично-черничный	10	23	2	2	8
Сосняк кислично-черничный	7	22	1	2	5
Сосняк бруснично-черничный	6	21	1	2	9
Сосняк чернично-зеленомошный	3	22	1	1	8
Сосняк чернично-долгомошный	8	24	1	1	8
Сосняк чернично-сфагновый	6	20	2	4	13
Березняк чернично-вейниковый	7	25	1	2	5

Варьирование по годам общей численности парциальных кустов составило 3—10, генеративных — 20—25 %. Ежегодно на площади 0.25 м^2 каждой ассоциации в среднем вновь появлялись 1—2 куста (максимально 13), отмирали 1—4 (максимально 18). Однако следует отметить, что появление ювенильных и отмирание сенильных кустов происходило не каждый год, а не более 3 раз в течение 5 лет, причем годы омоложения (преобладание ювенильных кустов над сенильными) и годы старения (преобладание сенильных кустов над ювенильными) сменяли друг друга без строгой последовательности. Поэтому во многих ассоциациях число вновь появившихся кустов оказалось в 2 раза меньше, чем число отмерших, так как годы старения отмечались здесь чаще.

Существенные изменения претерпевает возрастная структура ценопопуляций черники. От 5 до 13 кустов в год (максимально 27) меняют свое возрастное состояние. Количество таких кустов обычно намного превышает число вновь появившихся и отмерших кустов, вместе взятых. В целом же во всех ассоциациях их возрастная структура меняется быстрее, чем численность кустов черники.

Сумма кустов (вновь появившихся, отмерших и изменивших свое возрастное состояние) составляет около 40 % их общей численности в ценопопуляции. Следовательно, большинство кустов в течение ряда лет остается в одном и том же возрастном состоянии или является перманентными, что указывает на относительную устойчивость ценопопуляций черники в изученных фитоценозах.

Как видно из табл. 1, динамика ценопопуляций черники в зависимости от типа фитоценоза не имеет резких отличий, но прослеживается тенденция большей динамичности численности кустов в ельниках кислично-черничных, гене-

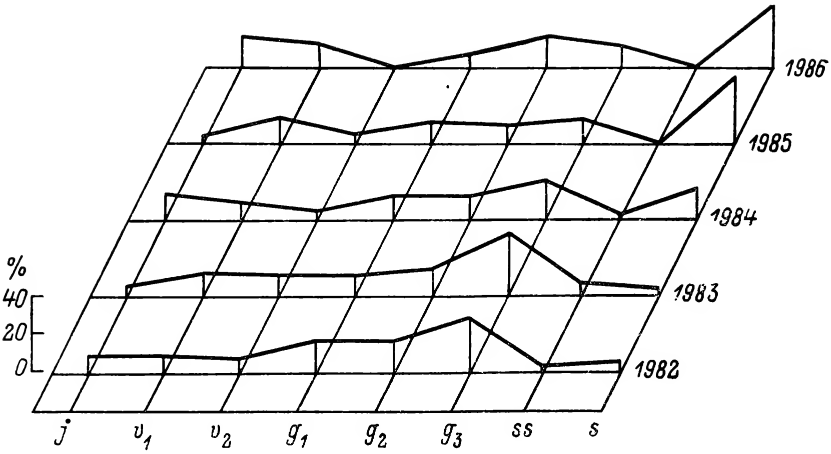


Рис. 1. Флуктуационный тип динамики ценопопуляций черники в сосняке чернично-сфагновом в 1982—1986 гг.

По оси абсцисс — категории возрастных состояний (см. расшифровку индексов в тексте); по оси ординат — доля участия кустов различного возрастного состояния, %.

ративной функции в сосняках чернично-долгомошных и березняках чернично-вейниковых, возрастной структуры в сосняках чернично-сфагновых.

Изменения численности кустов и возрастной структуры ценопопуляций черники носят обратимый характер. Например, в ценопопуляциях черники сосняка чернично-сфагнового доля зрелых генеративных кустов с 1982 по 1985 г. уменьшилась с 17 до 10 %, а в 1986 г. вновь возросла до 17 % (рис. 1). Явление периодического увеличения или уменьшения по годам численности кустов наблюдалось во всех возрастных группах. Причем происходило оно в одних случаях постепенно, а в других довольно резко, что, безусловно, связано с силой воздействия того или иного фактора. Из рис. 1 видно, что в 1982 и 1983 гг. процессы возобновления (доля ювенильных кустов) немного преобладали над процессами старения и отмирания (долей сенильных кустов). В 1984 г. соотношение начинает изменяться в пользу процессов старения. Затем в 1985—1986 гг. число сенильных кустов резко возрастает и во много раз превышает число ювенильных. Ускорение процессов старения и отмирания кустов в эти годы было вызвано сильными морозами (до —33 °С) в бесснежные и малоснежные периоды ноября—декабря предшествующих 1984 и 1985 гг. Морозы повредили во всех ассоциациях значительное число не защищенных снегом почек, побегов и кустов черники. Однако уже в 1986 г. процессы возобновления значительно усиливаются, доля ювенильных кустов увеличивается с 4 до 17 %, что дает основание предполагать возможность полного восстановления численности кустов в дальнейшем до оптимального значения для сосняка чернично-сфагнового. Следовательно, сильное воздействие морозов на структуру ценопопуляций черники не вызвало ее необратимых изменений.

Наряду с морозными бесснежными периодами существенные изменения в структуру ценопопуляций черники вносят засушливые и жаркие периоды весны и лета, в результате которых, особенно в разреженных насаждениях, усыхают апикальные части годичных побегов. Еще более сильное влияние на динамику ценопопуляций оказывают зоогенные факторы (лоси, насекомые-вредители). Все это приводит иногда к длительным, но обратимым изменениям структуры ценопопуляций. Степень воздействия названных факторов на численность кустов и возрастную структуру ценопопуляций черники рассмотрена нами ранее (Шутов, 1982, 1985).

Таким образом, ценопопуляции черники в ее типичных местообитаниях для подзоны южной тайги — ельниках, сосняках и березняках черничных — характеризуются флуктуационным типом динамики, отличаются относительной устойчивостью и в соответствии с классификацией А. А. Уранова и О. В. Смирновой (1969) по этим признакам могут быть отнесены к дефинитивным, т. е. достигшим равновесия с экотопом.

Структура и динамика ценопопуляций черники сильно меняются под длительным воздействием таких антропогенных факторов, как гидролесомелиорация и сплошные рубки древостоя.

В изученных нами 10 ценопопуляциях черники на объектах гидролесомелиорации сосняков чернично-сфагновых влияние осушения сказывается до настоящего времени, хотя со времени осушения (1967 г.) прошло уже 20 лет. За эти годы на всех объектах мелиорации в зависимости от ее интенсивности сосняки чернично-сфагновые сменились сосняками чернично-долгомошными, чернично-зеленомошными или бруснично-черничными. Во всех этих ассоциациях имеются хорошо развитые и урожайные ценопопуляции черники. Влияние осушения проявляется на них прежде всего в изменении проективного покрытия и урожайности ягодника по мере удаления от осушительных канав (Черкасов и др., 1985). Динамичность ценопопуляций черники при удалении от осушительных канав ослабевает (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Динамика ценопопуляций черники на объектах гидролесомелиорации

Расстояние от осушительной канавы, м	Показатель динамики				
	C_1	C_2	A	B	H
10	13	27	2	5	10
30	9	26	2	3	8
50	6	23	2	2	7
80	6	21	1	1	7

ТАБЛИЦА 3

Динамика ценопопуляций черники на свежих и возобновившихся вырубках ельника кислично-черничного

Год рубки древостоя	Показатель динамики				
	C_1	C_2	A	B	H
1982	26	52	0	5	6
1979	21	39	1	4	6
1960	7	26	1	3	7
1950	6	24	2	3	9
1935	6	25	2	2	8
1925	5	22	2	2	5
1910	4	25	1	1	5

Как видно из табл. 2, наибольшей динамичностью отличаются заросли черники в 30-метровой зоне у осушительных канав. Однако необратимых изменений численности кустов и возрастной структуры ягодника как в 30-метровой зоне, так и на всем массиве гидролесомелиорации нами не отмечено. Следовательно, динамику ценопопуляций черники на объектах гидролесомелиорации можно также отнести к флуктуационному типу, а большие флуктуации численности кустов и их возрастного состава у осушительных канав — к приспособительной реакции ягодного растения на осушение.

После сплошных рубок на свежих вырубках отмечаются продолжительные однонаправленные изменения возрастной структуры и численности кустов сохранившихся куртин черники (рис. 2). В первый год после сплошной рубки древостоя ельника кислично-черничного из возрастного состава ценопопуляции черники полностью выпадают зрелые генеративные кусты, а доля отмерших за год кустов достигает 40 %. На второй год прекращаются процессы возобновления, а процессы старения и отмирания кустов возрастают еще в 1.5—2 раза. Относительная численность сенильных кустов составляет 85 %. На 4-й год в возрастном составе остаются только взрослые виргинильные (25 %), старые генеративные (10 %), субсенильные (50 %) и сенильные (15 %) кусты. При этом

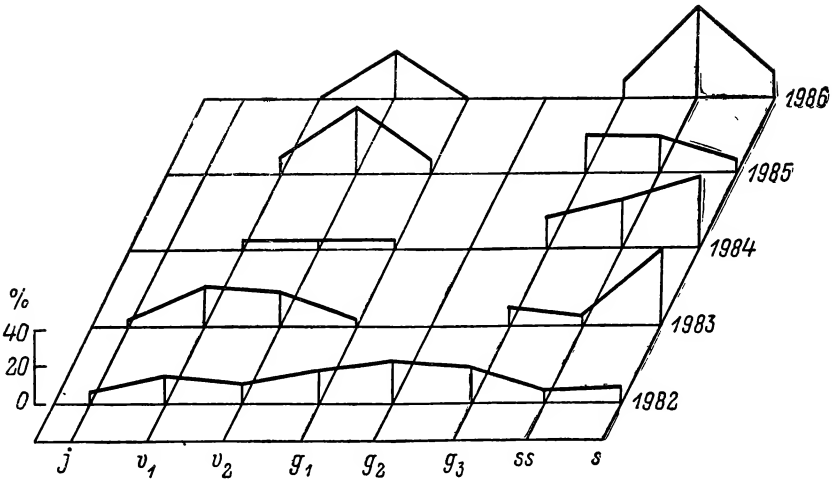


Рис. 2. Сукцессивный тип динамики ценопопуляций черники на вырубке ельника кисличночерничного в 1983—1986 гг. после рубки древостоя осенью 1982 г.

Обозначения те же, что на рис. 1. Данные 1982 г. отражают возрастную структуру ценопопуляций черники перед рубкой.

старые генеративные кусты продолжают в течение 3—4 лет (до зарастания вырубки травостоем и березой) формировать значительное количество цветков, которые погибают еще во время цветения. В целом численность кустов в сохранившихся ценопопуляциях черники за 5 лет после рубки сокращается в 3—4 раза. В этот период варьирование общей численности кустов составляет 21—26 %, численности генеративных кустов — 39—52 % (табл. 3).

Таким образом, сохранившиеся после рубки ценопопуляции черники в первые годы характеризуются сукцессивным типом динамики, направленной на их полную деградацию.

Однако полной деградации зарослей черники на вырубке обычно не происходит. На 6—10-й год после рубки отмечены ее первые ювенильные кусты, что сильно замедляет процессы старения и отмирания. Поэтому у черники появляется возможность пережить в виде отдельных виргинильных и субсенильных кустов и небольших куртин у полусгнивших пней длительный неблагоприятный для ее развития период недостатка света и острой конкуренции со стороны видов травостоя, кустарников и поросли березы, осины или ольхи. С самоизреживанием древостоя на возобновившейся вырубке начинается процесс восстановления зарослей черники. По нашим данным (Черкасов и др., 1988), в ельниках черничных он длится 50—60 лет. Это подтверждают также показатели динамики ценопопуляций черники на возобновившихся вырубках разной давности (табл. 3). На 20-летней вырубке все показатели уже существенно нормализуются, но процессы старения и отмирания все еще преобладают. Полная их сбалансированность впервые отмечена нами на 50—60-летних вырубках (см. в табл. 3 год рубки 1935).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Соколова И. Г. Опыт составления ключа для определения возрастных состояний парциальных кустов черники // Флора Севера и растительные ресурсы европейской части СССР: Тез. докл. науч. сессии, посвященной 50-летию издания книги И. А. Перфильева «Флора северного края». Архангельск: Изд-во Геогр. о-ва АН СССР, 1987. С. 110—112. — *Уранов А. А., Смирнова О. В.* Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74, вып. 2. С. 119—134. — *Черкасов А. Ф.*, *Шутов В. В., Миронов К. А.* Продуктивность дикорастущих ягодников на объектах осушительной мелиорации // Охрана и рациональное использование генофонда древесных пород и недревесной растительности леса: Тез. докл. семинара. Каунас—Горионис: Изд-во ЛитНИИЛХ, 1985. Т. 2. С. 69—70. — *Черкасов А. Ф., Шутов В. В., Миронов К. А.* Восстановление зарослей брусники и черники после сплошных рубок // Лесоведение. 1988. № 4. С. 42—48. — *Шутов В. В.* Фенологическое развитие и продуктивность черники в связи с экологическими факторами в условиях Костромской области // Повышение продуктивности лесов в центральной части южной тайги. М.: Изд-во ВНИИЛМ, 1980. С. 110—118. — *Шутов В. В.* Возрастной состав и урожайность ценопопуляций черники в связи с экологическими факторами в подзоне южной тайги. Кострома, 1982. 32 с. Деп. в ВИНИТИ 2.03.82, № 885—82. — *Шутов В. В.* К методике изучения возрастной структуры ценопопуляций *Vaccinium myrtillus* L. // Раст. ресурсы. 1983. Т. 19, вып. 2. С. 243—250. — *Шутов В. В.* Определение наиболее продуктивных зарослей черники // Лесн. хоз-во. 1984. № 9. С. 14—16. — *Шутов В. В.* Урожайность и возрастной состав ценопопуляций черники в разных типах леса // Повышение продуктивности лесов южной тайги. М.: Изд-во ВНИИЛМ, 1985. С. 69—77.

Лесная опытная станция ВНИИЛМа,
Кострома.

Получено 9 III 1989.

УДК 581.11 : 582.998.2 : 582.579.2 (517.3)

Бот. журн., 1989 г., т 74, № 11

С. Н. Шереметьев

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДНОГО РЕЖИМА *ARTEMISIA FRIGIDA* (*ASTERACEAE*) И *IRIS DICHOTOMA* (*IRIDACEAE*) В ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ МНР

S. N. SHEREMETEV. ECOLOGICAL CHARACTERIZATION OF *ARTEMISIA FRIGIDA (ASTERACEAE)* AND *IRIS DICHOTOMA (IRIDACEAE)* WATER RELATIONS IN THE EASTERN PARTS OF MONGOLIAN PEOPLE'S REPUBLIC

Исследована сезонная динамика основных элементов водного режима *Artemisia frigida* и *Iris dichotoma* в ковыльно-разнотравно-вострецовом сообществе настоящей степи в восточной части МНР. Установлены количественные зависимости динамики каждого из элементов водного режима от колебаний внутренних и внешних факторов. Обсуждаются некоторые стороны регуляции водного режима растений.

Водный режим полыни холодной *Artemisia frigida* Willd. изучен довольно подробно в различных частях ареала этого вида — от Казахстана до пустыни Гоби (Горшкова, Буркова, 1955, 1962; Свешникова, 1963; Бобровская, 1968; Бейдеман, Паутова, 1969; Измайлова, 1977; Горшкова, Зверева, 1982, и др.). Однако до настоящего времени отсутствует количественная характеристика сезонной динамики основных элементов водного режима растений этого вида в связи с колебаниями факторов среды. Водный режим касатика вильчатого *Iris dichotoma* Pall. практически не изучен. Во всяком случае, нам не удалось найти в литературе каких-либо сведений по водному режиму этого вида. В данном сообщении мы попытались в некоторой степени восполнить этот пробел и показать, как изменяются элементы водного режима полыни холодной и касатика вильчатого в их сезонной динамике под влиянием факторов среды.

Полынь холодная — полукустарничек высотой 10—30 см с придаточной корневой системой, проникающей в глубь почвы до 80—100 см (Полюшкин, Горшкова, 1979). З. В. Карамышева (1969) отмечает, что полынь холодная по типу ареала является казахстанско-монгольско-сибирско-североамериканским видом. В Монголии это наиболее широко распространенный вид полыни, ко-

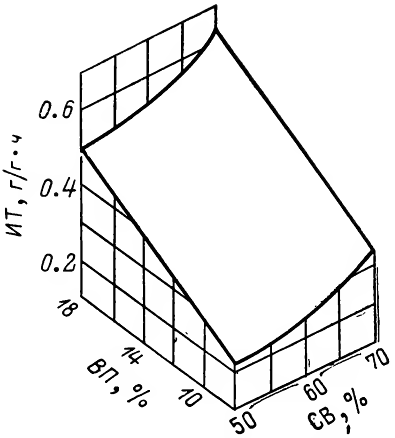


Рис. 1. Зависимость интенсивности транспирации (*ИТ*) *Artemisia frigida* от содержания воды в листьях растений (*СВ*) и влажности почвы (*ВП*).

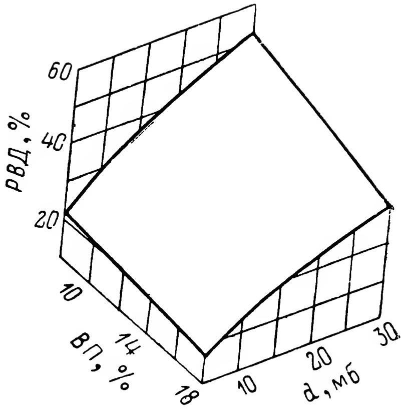


Рис. 2. Зависимость реального водного дефицита (*РВД*) в листьях *Artemisia frigida* от влажности почвы (*ВП*) и дефицита влажности воздуха (*d*).

торый встречается в пределах всех лесостепных и степных районов МНР, входит в состав тырсовых, змеевково-тырсовых и вострецово-тырсовых сухих степей, более обильно разрастаясь на щебнистых почвах (Юнатов, 1954).

Касатик вильчатый — многолетнее травянистое короткокорневищное растение. Система придаточных корней функционирует в течение 5—7 лет, обеспечивая достаточное водоснабжение растений. Встречается на Дальнем Востоке, в Японии, Китае и Монголии (Горшкова, 1966). В Монголии приурочен к восточным и северо-восточным окраинам страны; произрастает по разнотравно-злаковым и пижмовым степям на тяжелосупесчаных и супесчаных почвах, где довольно обычен, хотя никогда не входит в число господствующих видов (Юнатов, 1954).

Методика сбора и обработки данных, а также характеристика условий произрастания опубликованы ранее (Шереметьев, Жаргалсайхан, 1989).

Результаты и обсуждение

Artemisia frigida

Интенсивность транспирации у растений данного вида была не очень высока и составляла в первый год наблюдений в среднем 0.435 г/г·ч, во второй — 0.517 г/г·ч (табл. 1). Амплитуда колебаний была больше 0.6 г/г·ч, а типичный максимум ($q_{0.9}$) скорости испарения воды равнялся 0.711 г/г·ч в 1984 г. и 0.825 г/г·ч в 1985 г. (табл. 2).

Проведенные расчеты показали, что интенсивность транспирации определяется в основном двумя факторами: влажностью почвы и содержанием воды в листьях растений ($R^2=0.716$; рис. 1).

$$y_1 = 0.241 + 0.027x_1 - 0.075 \ln (73.7 - x_2),$$

где y_1 — расчетные значения интенсивности транспирации (г/г·ч); x_1 — влажность почвы (%); x_2 — содержание воды в листьях растений (%).

Средняя квадратическая ошибка аппроксимации составляет 27.5 %, что несколько больше принятого в экологических исследованиях уровня 25 % (Гильманов, 1978). Однако средняя относительная ошибка и, главное, коэффициент несовпадения Тейла значительно ниже этого уровня (16.3 и 8.9 %

ТАБЛИЦА 1

Среднедневные величины интенсивности транспирации (ИТ, г/г·ч), реального водного дефицита (РВД, %), содержания воды (СВ, %), осмотического давления клеточного сока (ОД, $\times 10^{-1}$ МПа) листьев *Artemisia frigida*

Дата	ИТ		РВД		СВ		ОД	
	n	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	n	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	n	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	n	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$
26 VI 1984	24	0.656±0.032	24	28.1±1.1	24	72.7±0.6	3	15.0±1.2
30 VI 1984	24	0.383±0.021	24	29.9±1.0	24	68.0±0.5	3	14.6±1.6
4 VII 1984	24	0.321±0.015	24	26.8±1.3	24	66.5±0.4	3	21.4±0.2
9 VII 1984	24	0.599±0.032	24	22.6±0.7	24	68.5±0.3	3	18.6±0.6
15 VII 1984	24	0.692±0.035	23	21.0±0.9	24	69.7±0.4	3	19.0±1.3
22 VII 1984	24	0.378±0.028	24	30.5±1.1	24	65.9±0.5	3	27.8±2.5
28 VII 1984	24	0.167±0.016	22	44.4±1.7	22	57.9±0.8	3	32.8±0.3
1 VIII 1984	24	0.157±0.015	23	55.4±1.3	24	49.5±0.6	3	40.4±3.4
6 VIII 1984	20	0.590±0.041	20	34.9±1.2	20	62.5±0.5	3	21.8±1.1
Среднее	212	0.435±0.009	208	32.4±0.4	210	64.7±0.2	27	23.5±0.6
6 VII 1985	26	0.609±0.041	25	22.9±0.9	25	72.5±0.4	3	15.5±0.9
10 VII 1985	26	0.418±0.028	26	29.9±0.8	26	66.9±0.5	3	20.1±0.6
18 VII 1985	26	0.558±0.041	26	19.9±0.6	26	69.4±0.5	3	16.3±1.1
24 VII 1985	26	0.667±0.049	26	20.6±0.7	26	70.7±0.5	3	12.6±0.5
31 VII 1985	24	0.560±0.044	24	12.9±1.1	24	71.7±0.5	3	14.8±0.1
9 VIII 1985	24	0.555±0.049	24	21.7±0.7	24	70.7±0.4	3	14.9±0.2
13 VIII 1985	26	0.632±0.031	26	29.3±0.9	26	66.9±0.5	3	16.8±0.3
18 VIII 1985	26	0.384±0.034	26	29.2±0.9	26	65.4±0.4	—	—
26 VIII 1985	26	0.275±0.024	26	31.1±0.9	26	63.1±0.5	3	21.1±0.7
Среднее	230	0.517±0.013	229	24.3±0.3	229	68.4±0.2	24	16.5±0.2

Примечание. n — число наблюдений; $\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$ — средняя и ее ошибка.

ТАБЛИЦА 2

Квантильная характеристика интенсивности транспирации (ИТ, г/г·ч), реального водного дефицита (РВД, %), содержания воды (СВ, %) и осмотического давления клеточного сока (ОД, $\times 10^{-1}$ МПа) листьев *Artemisia frigida*

Показатель	Год	Квантиль					$q_{0.9} - q_{0.1}$ (амплитуда)
		$q_{0.1}$	$q_{0.25}$	$q_{0.5}$	$q_{0.75}$	$q_{0.9}$	
ИТ	1984	0.123	0.249	0.421	0.613	0.771	0.648
	1985	0.220	0.340	0.496	0.691	0.825	0.605
	1984—1985	0.180	0.290	0.458	0.659	0.792	0.612
РВД	1984	19.4	24.3	30.2	37.5	51.6	32.2
	1985	15.2	19.3	24.4	29.4	33.5	18.3
	1984—1985	16.8	21.3	27.0	32.8	40.9	24.1
СВ	1984	52.6	61.8	66.6	69.8	72.0	19.4
	1985	63.3	65.7	68.5	71.3	73.4	10.1
	1984—1985	59.3	64.4	67.7	70.5	73.0	13.7
ОД	1984	15.6	17.4	21.6	30.5	33.6	18.0
	1985	13.4	14.7	15.6	18.9	20.8	7.4
	1984—1985	13.9	15.3	18.0	21.6	32.5	18.6

соответственно), что позволяет нам считать аппроксимацию удовлетворительной (при этом разумеется, что коэффициент множественной корреляции достоверен на уровне $P=0.95$). Вес влияния влажности почвы на скорость испарения воды листьями (определенный по методу И. Я. Лиепы, 1973) равен 44.9 %, содержания воды — 26.7 %. По мере увеличения влажности почвы и содержания воды в листьях растений происходит быстрое увеличение интенсивности транспирации (рис. 1).

Реальный водный дефицит в листьях растений полыни холодной может достигать значительных величин. Так, в более сухом 1984 г. типичный максимум ($q_{0.9}$) водного дефицита приближался к 52 % (табл. 2), а средняя за сезон величина этого элемента водного режима была равна 32.4 %, что значительно больше среднего уровня в более влажном 1985 г. (24.3 %, табл. 1). Различия в экологической обстановке двух лет наблюдений отразились и на амплитуде этого показателя. В 1985 г. амплитуда колебаний водного дефицита была почти в 2 раза меньше, чем в 1984 г. (табл. 2). Из этого видно, что влажность воздуха и почвы должна оказывать существенное влияние на реальный водный дефицит в листьях растений данного вида. Этот вывод подтверждается и расчетами ($R^2=0.870$; рис. 2):

$$y_2 = 11.634 \exp\{-0.026x_1\} \cdot x_3^{0.5},$$

где y_2 — расчетные значения реального водного дефицита (%); x_3 — дефицит влажности воздуха (мб).

Средние относительная и квадратическая ошибки аппроксимации равны соответственно 9.4 и 11.3 %. Наибольшее влияние на динамику реального водного дефицита оказывает дефицит влажности воздуха (вес влияния этого фактора составляет 64.9 %), значительно меньшее — влажность почвы (22.1 %). Отсюда можно сделать вывод, что недостаток воды в листьях растений восполняется в большей степени за счет поглощения ими конденсационной влаги и в меньшей — за счет запасов влаги, содержащихся в почве. При иссушении воздуха и почвы, когда роса практически не выпадает, дефицит насыщения в листьях растений может достигать 55 % (табл. 1: 28 VII 1984 и 1 VIII 1984).

Содержание воды в листьях растений данного вида является очень подвижным элементом водного режима. Несмотря на то что средние за сезон вегетации величины оводненности листьев не очень сильно различались по годам наблюдений (табл. 1), амплитуда колебаний этого показателя в более сухом 1984 г. была почти вдвое больше таковой в 1985 г. и составляла 19.4 % (табл. 2).

Сезонная динамика содержания воды в листьях растений не связана непосредственно с колебаниями факторов среды. Она определяется в основном изменениями других элементов водного режима — осмотического давления клеточного сока, интенсивности транспирации и реального водного дефицита ($R^2=0.692$; рис. 3):

$$y_3 = 73.7 - 0.436 \exp\{-1.417x_4\} \cdot (x_5 - 9.5)^{0.5} \cdot x_6^{0.6},$$

где y_3 — расчетные значения содержания воды в листьях (%); x_4 — интенсивность транспирации (г/г·ч); x_5 — осмотическое давление клеточного сока ($\times 10^{-1}$ МПа); x_6 — реальный водный дефицит в листьях растений (%).

Средние относительная и квадратическая ошибки аппроксимации равны соответственно 2.5 и 3.2 %. Наибольшее влияние на динамику оводненности листьев оказывает осмотическое давление клеточного сока (29.6 %), несколько меньшее — интенсивность транспирации (22.0 %) и реальный водный дефицит (17.6 %).

Полынь холодная — единственный вид из исследованных в данном местообитании, для которого характерным является влияние осмотического давле-

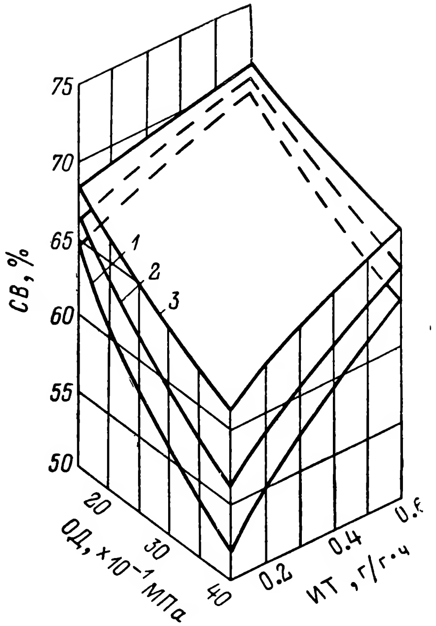


Рис. 3. Зависимость содержания воды (*СВ*) в листьях *Artemisia frigida* от осмотического давления клеточного сока (*ОД*) и интенсивности транспирации (*ИТ*) при разных уровнях реального водного дефицита.

1 — 50 %, 2 — 35, 3 — 20 %.

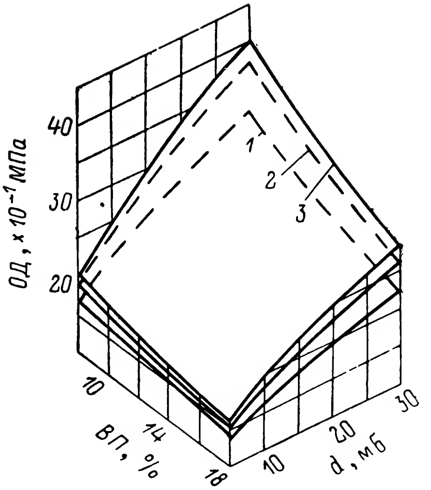


Рис. 4. Зависимость осмотического давления клеточного сока (*ОД*) листьев *Artemisia frigida* от влажности почвы (*ВП*) и дефицита влажности воздуха (*d*) при разных уровнях оводненности листьев.

1 — 70 %, 2 — 60, 3 — 50 %.

ния клеточного сока на содержание воды в листьях. Из формулы и рис. 3 видно, что при увеличении осмотического давления содержание воды в листьях быстро снижается. Накопление осмотически активных веществ в листьях растений данного вида происходит (как будет показано ниже) при усилении сухости воздуха и почвы. В этих условиях происходит также снижение интенсивности транспирации и увеличение реального водного дефицита. Однако усиление сухости вызывает снижение оводненности листьев не прямо, а опосредованно, через изменения этих элементов водного режима растений, важнейшим из которых в этом смысле оказывается осмотическое давление клеточного сока. Это можно объяснить, по всей видимости, с помощью гипотезы перетекания растворов под давлением (Münch, 1930, цит. по: Торнли, 1982). В этом случае накопление осмотически активных веществ в клетках листьев может вызвать отток воды из окружающих тканей и включение ее во флоэмный транспорт. Кроме того, усиление сухости воздуха и почвы приводит к уменьшению скорости транспирационного тока и увеличению водного дефицита в листьях, что также может способствовать снижению их оводненности.

Осмотическое давление клеточного сока в среднем за период наблюдений в 1984 г. было равно 23.5×10^{-1}, в 1985 г. — 16.5×10^{-1} МПа (табл. 1). Типичный максимум ($q_{0.9}$) этого показателя в первый год наблюдений был равен 33.6×10^{-1}, во второй — 20.8×10^{-1} МПа (табл. 2). Типичные минимумы ($q_{0.1}$) были близки друг другу в оба года наблюдений. Амплитуда колебаний осмотического давления была примерно в 2.4 раза выше в относительно более сухой 1984 г. по сравнению со следующим годом. Эта амплитуда увеличилась за счет заметного повышения осмотического давления в наиболее сухие дни сезона 1984 г. (табл. 2: 28 VII 1984 и 1 VIII 1984).

Из проведенных расчетов следует, что на сезонную динамику осмотического давления клеточного сока оказывают влияние дефицит влажности воздуха, влажность почвы и содержание воды в листьях растений ($R^2=0.819$; рис. 4):

$$y_4 = 3.2 \exp\{-0.051 x_1\} \cdot (73.7 - x_2)^{0.2} \cdot x_3^{0.6} + 9.5,$$

где y_4 — расчетные значения осмотического давления клеточного сока в листьях растений ($\times 10^{-1}$ МПа).

Средние относительная и квадратическая ошибки аппроксимации равны соответственно 7.8 и 10.2 %. Наибольшее влияние на динамику осмотического давления клеточного сока оказывает дефицит влажности воздуха (35 %) и влажность почвы (24.3 %). Их суммарное влияние (59.3 %) обусловливает большую часть вариации рассматриваемого элемента водного режима и заметно превышает влияние оводненности листьев (22.7 %) на сезонную динамику осмотического давления клеточного сока. Недостаток воды в почве и воздухе вызывает накопление осмотически активных веществ. Это является одной из причин снижения содержания воды в листьях, что в свою очередь способствует увеличению осмотического давления клеточного сока.

Iris dichotoma

Интенсивность транспирации растений касатика вильчатого не превышала в среднем за день 0.370 г/г·ч (табл. 3). Типичный максимум ($q_{0.9}$) в 1985 г. составил 0.422 г/г·ч (табл. 4). Однако при расчете скорости испарения воды на единицу сухой массы видно, что интенсивность транспирации у растений данного вида в среднем за оба сезона вегетации была даже выше,

ТАБЛИЦА 3

Среднедневные величины интенсивности транспирации (ИТ, г/г·ч), реального водного дефицита (РВД, %), содержания воды (СВ, %), осмотического давления клеточного сока (ОД, $\times 10^{-1}$ МПа) листьев *Iris dichotoma*

Дата	ИТ		РВД		СВ		ОД	
	n	$\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$	n	$\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$	n	$\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$	n	$\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$
26 VI 1984	24	0.344±0.020	24	5.7±0.4	21	83.6±0.5	3	15.6±0.9
30 VI 1984	24	0.226±0.018	24	9.1±0.8	24	83.7±0.3	3	15.6±2.4
4 VII 1984	24	0.150±0.010	24	9.9±0.8	24	83.1±0.2	3	16.0±0.7
9 VII 1984	24	0.213±0.017	24	5.9±0.5	24	83.1±0.2	3	14.0±0.2
15 VII 1984	24	0.215±0.015	24	8.2±0.6	24	84.1±0.3	3	16.0±1.1
22 VII 1984	24	0.134±0.012	24	16.4±0.7	24	84.4±0.3	3	16.6±1.0
28 VII 1984	24	0.136±0.013	24	16.3±0.8	24	82.5±0.2	3	16.4±0.2
1 VIII 1984	24	0.140±0.009	24	20.8±0.9	24	81.7±0.2	3	14.1±1.4
6 VIII 1984	20	0.211±0.017	20	21.9±1.6	20	80.7±0.3	3	14.8±1.5
Среднее	212	0.197±0.005	212	12.5±0.3	209	83.0±0.1	27	15.5±0.4
6 VII 1985	26	0.279±0.027	26	8.5±0.8	26	83.7±0.3	3	13.7±0.5
10 VII 1985	26	0.160±0.010	26	13.3±0.9	26	82.3±0.3	3	18.0±1.1
18 VII 1985	26	0.249±0.018	26	7.2±0.7	26	81.7±0.2	3	14.7±0.6
24 VII 1985	26	0.363±0.026	26	7.0±0.5	26	81.9±0.4	3	13.1±0.2
31 VII 1985	24	0.259±0.018	24	5.3±0.5	24	82.3±0.3	3	15.5±0.5
9 VIII 1985	24	0.270±0.028	24	6.7±0.6	24	81.8±0.3	3	14.9±1.1
13 VIII 1985	26	0.315±0.020	26	11.6±0.7	26	81.1±0.3	3	15.5±1.7
18 VIII 1985	26	0.272±0.025	26	13.1±0.6	26	80.3±0.1	—	—
26 VIII 1985	26	0.234±0.017	26	19.0±0.7	26	79.6±0.2	3	16.1±0.2
Среднее	230	0.267±0.007	230	10.3±0.2	230	81.6±0.1	24	15.2±0.4

ТАБЛИЦА 4

Квантильная характеристика интенсивности транспирации (ИТ, г/г·ч), реального водного дефицита (РВД, %, содержания воды (СВ, %) и осмотического давления клеточного сока (ОД, $\times 10^{-1}$ МПа) листьев *Iris dichotoma*

Показатель	Год	Квантиль					$q_{0.9} - q_{0.1}$ (амплитуда)
		$q_{0.1}$	$q_{0.25}$	$q_{0.5}$	$q_{0.75}$	$q_{0.9}$	
ИТ	1984	0.085	0.125	0.182	0.257	0.330	0.245
	1985	0.122	0.168	0.254	0.351	0.422	0.300
	1984—1985	0.100	0.145	0.213	0.306	0.395	0.295
РВД	1984	4.5	6.6	11.1	17.7	22.2	17.7
	1985	4.2	6.4	9.4	13.9	17.7	13.5
	1984—1985	4.2	6.4	10.0	15.5	20.5	16.3
СВ	1984	80.8	81.9	83.0	84.3	85.2	4.4
	1985	79.3	80.3	81.6	82.9	84.1	4.8
	1984—1985	79.8	81.0	82.3	83.8	84.8	5.0
ОД	1984	13.2	14.0	15.6	16.8	17.7	4.5
	1985	12.9	13.5	15.0	16.2	18.4	5.5
	1984—1985	13.1	13.6	15.3	16.8	17.9	4.8

чем у таких видов данного сообщества, как *Stipa krylovii* и *Leymus chinensis*, и составляла 1.310 г/г·ч (у *Stipa krylovii* и *Leymus chinensis* соответственно 0.713 и 1.075 г/г·ч). Очевидно, что этот факт определяется высоким содержанием воды в листьях касатика вильчатого.

Расчеты показали, что сезонная динамика скорости испарения воды растениями данного вида зависит только от влажности почвы. Причем при пересчете интенсивности транспирации на сухую массу листьев зависимость несколько лучше ($r=0.793$; рис. 5, *б*), чем при пересчете этого показателя на сырой вес ($r=0.730$; рис. 5, *а*):

$$y_1 = 0.042 + 0.014x_1,$$

где y_1 — расчетные значения интенсивности транспирации (г/г · ч), выраженные на сырой вес листьев; x_1 — влажность почвы (%).

$$y_2 = 0.492 \exp\{0.070x_1\},$$

где y_2 — расчетные значения интенсивности транспирации (г/г·ч), выраженные на сухой вес листьев.

Средние относительная и квадратическая ошибки аппроксимации несколько лучше во втором случае (16.6 и 19.8 %) по сравнению с первым (18.1 и 20.1 %).

Реальный водный дефицит у растений касатика вильчатого — довольно изменчивый показатель и варьирует в широких пределах. Амплитуда его колебаний в 1984 г. была 17.8 % (табл. 4), хотя средние за каждый год наблюдений значения не очень высоки и не превышали 13 % (табл. 3).

Сезонная динамика реального водного дефицита определяется, как показали расчеты, тремя факторами: влажностью почвы и воздуха, а также содержанием воды в листьях растений ($R^2=0.846$; рис. 6):

$$y_3 = \exp\{12.703 - 0.073x_1 - 0.125x_2\} \cdot x_3^{0.37},$$

где y_3 — расчетные значения реального водного дефицита в листьях растений (%); x_2 — содержание воды в листьях растений (%); x_3 — дефицит влажности воздуха (мб).

Средние относительная и квадратическая ошибки аппроксимации равны соответственно 15.0 и 18.9 %. Наибольшее влияние на сезонную динамику

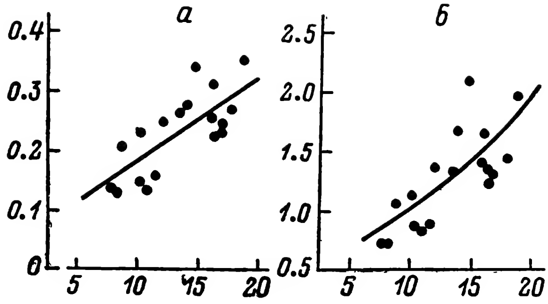


Рис. 5. Зависимость интенсивности транспирации *Iris dichotoma*, рассчитанной на сырой (*а*) и сухой (*б*) вес листьев, от влажности почвы.

По оси абсцисс — влажность почвы, %; по оси ординат — интенсивность транспирации, г/г·ч.

реального водного дефицита оказывает влажность почвы (вес влияния этого фактора среды составляет 45.8 %). Значительно меньшее влияние на реальный водный дефицит в листьях растений оказывает дефицит влажности воздуха (24.0 %). Наименьшее влияние на этот элемент водного режима оказывает оводненность листьев (14.8 %).

Содержание воды в листьях растений данного вида поддерживается на очень высоком уровне. Среднедневные величины этого показателя всегда были выше 79 % (табл. 3). Диапазон колебаний этого показателя в течение всего периода наблюдений не превышал 5 % (табл. 4). Расчеты не выявили зависимости оводненности листьев от каких-либо факторов среды или элементов водного режима растений, что может быть связано, по-видимому, с определенными структурными особенностями этих растений (наличие большого объема водоносной паренхимы, многолетних запасающих органов).

Осмотическое давление клеточного сока листьев касатика вильчатого было не очень велико и не превышало в среднем 15.5×10^{-1} МПа (табл. 3). Этот элемент водного режима изменялся с очень маленькой амплитудой: диапазон колебаний за оба сезона наблюдений не превышал 5.5×10^{-1} МПа (табл. 4). В данном случае, как и в предыдущем, не удалось выявить каких-либо зависимостей сезонной динамики осмотического давления от колебаний факторов среды или других элементов водного режима. Это, по всей видимости, обусловлено очень маленькой подвижностью данного показателя водного режима, связанной, возможно, с отмеченными выше структурными особенностями касатика вильчатого.

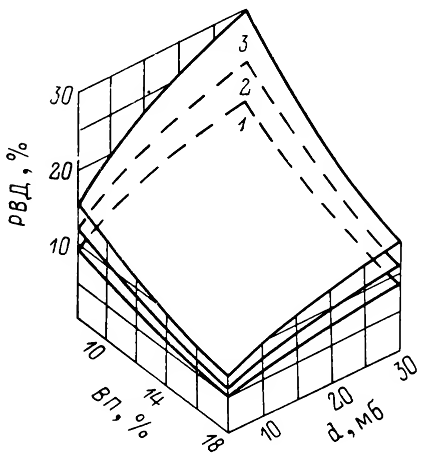


Рис. 6. Зависимость реального водного дефицита (*РВД*) в листьях *Iris dichotoma* от влажности почвы (*ВП*) и дефицита влажности воздуха (*d*) при разных уровнях оводненности листьев.

1 — 84 %, *2* — 82, *3* — 80 %.

Таким образом, сезонная динамика основных элементов водного режима полыни холодной (кроме содержания воды в листьях) определяется колебаниями влажности воздуха и почвы. Влажность приземного слоя воздуха и почвы довольно тесно связаны друг с другом: при высокой влажности почвы дефицит влажности воздуха минимальный, при низкой влажности почвы он заметно увеличивается. Тем не менее, судя по тому, что было изложено выше, наибольшее влияние на сезонную динамику показателей водного режима полыни холодной оказывает не корневое питание растений, а их способность усваивать конденсационную влагу. Влажность почвы в меньшей степени воздействует на сезонные колебания водного режима. Сезонная динамика оводненности листьев полыни холодной не зависит непосредственно от факторов среды, но связана с ними через скорость испарения воды листьями, реальный водный дефицит и осмотическое давление клеточного сока.

Для касатика вильчатого характерно, что связи между элементами водного режима ослаблены, содержание воды и осмотическое давление клеточного сока поддерживаются примерно на одном и том же уровне в течение всего периода вегетации и их колебания не связаны с колебаниями факторов среды. Сезонная динамика интенсивности транспирации и реального водного дефицита, напротив, обусловлена изменениями влажности воздуха и почвы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бейдеман И. Н., *Паутова В. Н.* Водный режим растений на островах и берегах озера Байкал и методика его изучения // Тр. Лимнол. ин-та. 1969. Т. 9 (29), вып. 2. С. 1—382. — *Бобровская Н. И.* Краткая характеристика водного режима некоторых растений Центрально-Казахстанского мелкосопочника // Бот. журн. 1968. Т. 53, № 10. С. 1400—1407. — *Гильманов Т. Г.* Математическое моделирование биогеохимических циклов в травяных экосистемах. М.: Изд-во МГУ, 1978. 168 с. — *Горшкова А. А.* Биология степных пастбищных растений Забайкалья. М.: Наука, 1966. 274 с. — *Горшкова А. А.*, *Буркова В. М.* Интенсивность транспирации у степных растений Бурят-Монгольской АССР // Бот. журн. 1955. Т. 40, № 5. С. 709—715. — *Горшкова А. А.*, *Буркова В. М.* Интенсивность транспирации травянистых растений Средней Сибири // Тр. Вост.-Сиб. фил. СО АН СССР. 1962. № 35. С. 66—85.— *Горшкова А. А.*, *Зверева Г. К.* Экология степных сообществ Центральной Тувы // Степная растительность Сибири и некоторые черты ее экологии. Новосибирск: Наука, 1982. С. 19—41. — *Измайлова Н. Н.* О водном режиме *Artemisia frigida* Willd. // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л.: Наука, 1977. С. 207—214. — *Карамышева З. В.* Ареал и фитоценотическая характеристика *Artemisia frigida* Willd. // Биокомплексная характеристика основных ценозообразователей Казахстана. Л.: Наука, 1969. С. 116—118. — *Лиепа И. Я.* К оценке математической модели // Учен. зап. Латв. гос. ун-та. 1973. Т. 181. С. 70—76. — *Полюшкин А. П.*, *Горшкова А. А.* Способность степных пастбищных растений к отрастанию // Биоморфология и продуктивность степных растений Забайкалья. Новосибирск: Наука, 1979. С. 50—116. — *Свешникова В. М.* Материалы по водному режиму полыней Казахстана // Стационарные исследования растительности. Тр. БИН АН СССР. Сер. III. 1963. Вып. 15. С. 174—190. — *Торнли Дж. Г. М.* Математические модели в физиологии растений. Киев: Наук. думка, 1982. 312 с. — *Шереметьев С. Н.*, *Жаргалсайхан Л.* Водный режим и надземная фитомасса *Stipa krylovii* (*Poaceae*) в восточной части МНР // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 6. С. 856—866. — *Юнатов А. А.* Кормовые растения пастбищ и сенокосов МНР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 351 с.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 15 XII 1988.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.26

Г. К. Хурсевич, А. И. Моисеева, Г. А. Сухова

CONCENTRODISCUS — НОВЫЙ РОД СЕМЕЙСТВА *STEPHANODISCACEAE* (*BACILLARIOPHYTA*)

G. K. KHURSEVICH, A. I. MOISSEEVA, G. A. SUKHOVA. *CONCENTRODISCUS*, A NEW GENUS OF THE FAMILY *STEPHANODISCACEAE* (*BACILLARIOPHYTA*)

В классе *Centrophyceae* выделен новый род *Concentrodiscus* из миоценовых отложений Забайкалья.

В Верхнесюльбанской впадине Забайкалья в бассейне р. Кукугунды вскрыта в обнажениях озерная 5-метровая толща диатомовых пород, содержащая в изобилии остатки диатомовых водорослей. Среди них породообразующее значение имеют створки, принадлежащие новому виду и роду *Concentrodiscus abnormis* gen. et sp. nov. сем. *Stephanodiscaceae* Makar. Описание новых таксонов приведено ниже.

Род **Concentrodiscus Churs., Moiss. et Such. gen. nov.** Клетки одиночные. Панцирь низкоцилиндрический, с вставочными и соединительными ободками. Ободки открытые, с лигулой. Створки круглые, с одной или двумя концентрическими выпуклыми и вогнутыми зонами, реже слабовыпуклые. Структура створок из локулярных ареол с внутренним крибрумом и наружным фораменом. Центр створки бесструктурный или с группой изолированных ареол. Ареолы на лицевой части створки расположены неравномерно (на вогнутых участках плотнее, чем на выпуклых) и образуют неясные радиальные ряды. В вогнутой прицентральной зоне иногда имеются короткие ребровидные утолщения, разделяющие несколько рядов ареол, на выпуклых более окремненных участках такие утолщения не выражены. Один двугубый вырост находится в прикраевой зоне створки. Загиб створки высокий, с ареолами в прямых и косо пересекающихся рядах и с кольцом краевых выростов с четырьмя опорами. На границе лицевой части створки и загиба имеются шипы.

Тип рода: *Concentrodiscus abnormis* Churs., Moiss. et Such. sp. nov.

По наличию концентрической волнистости створки и присутствию выростов с опорами несколько сближается с родом *Stephanodiscus* Ehr. (Hakansson, Locker, 1981 : 117—150; Round, 1981 : 458—459), однако четко отличается от него своеобразной структурой выпуклых и вогнутых концентрических зон, отсутствием ясно выраженных радиальных рядов ареол, сдвоенных или многорядных в прикраевой части створки, а также иным строением краевых выростов с опорами. По своеобразному рельефу лицевой поверхности створки имеет внешнее сходство с родом *Pontodiscus* Temnisk. et Sheshuk. (Темнискова-Топалова и др., 1981 : 1309), резко отличаясь от последнего совершенно другим характером ультраструктуры.

Concentrodiscus abnormis Churs., Moiss. et Such. sp. nov. Створки 8—37 мкм в диам. Ареол в вогнутой прицентральной зоне 15—20, в выпуклой прикраевой зоне 10—12 в 10 мкм по радиусу створки. Ребровидных утолщений в прицентральной вогнутой зоне 8 в 10 мкм. Двугубый вырост размещен близ границы с загибом створки. На внутренней поверхности створки он имеет вид короткой уплощенной трубки с расширенным концом и узкой щелью, ориентированной радиально или субрадиально, а снаружи заканчивается заметным круглым отверстием. На границе с загибом расположены шипы (форма их не установлена, поскольку они обломаны). Загиб створки 2.7—5.0 мкм выс. с ареолами в прямых и косо пересекающихся рядах (30—40 в 10 мкм) и кольцом краевых выростов с четырьмя опорами (6—8 в 10 мкм). Ниже краевых выростов с опорами до края загиба имеются 1—2 ареолы в вертикальном ряду; между двумя соседними краевыми выростами с опорами находятся 3—5 рядов ареол. Край загиба створки гиалиновый (см. таблицу, *1—9*).

Тип: Забайкалье, Верхнесюльбанская впадина, бассейн р. Кукугунды, обнажение Кукугунда-I, диатомит, миоцен, в массе: коллекция Г. А. Суховой, хранится в лаборатории геологии и палеопотамологии антропогена ИГиГ АН БССР (Минск), № 1 К.

Пресноводный вымерший вид.

Авторы благодарят И. В. Макарову за ценные советы при описании нового рода.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Темнискова-Топалова Д. Н., Козыренко Т. Ф., Моисеева А. И., Шешукова-Порецкая В. С. Новый род *Pontodiscus* (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. 1981. Т. 66, № 9. С. 1308—1311. — *Hakansson H., Locker S.* *Stephanodiscus* Ehrenberg 1846, a revision of the species described by Ehrenberg // Nova Hedwigia. 1981. Bd XXXV, Hf 1. S. 117—150. — *Round F. E.* The diatom genus *Stephanodiscus*: an electron-microscopie view of the classical species // Arch. Protistenk. 1981. Vol. 124. P. 455—470.

Институт геохимии и геофизики АН БССР,
Минск,
Всесоюзный научно-исследовательский
геологический институт,
Ленинград.

Получено 1 IX 1988.

УДК 005 : 582.542.1

Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 11

Нгуен То Куен

НОВЫЙ ВИД И НОМЕНКЛАТУРНЫЕ КОМБИНАЦИИ В РОДЕ *SINOCALAMUS* (*POACEAE, BAMBUSOIDEAE*)

NGUEN TO QUYEN. THE NEW SPECIES AND NOMENCLATURE COMBINATIONS IN THE GENUS *SINOCALAMUS* (*POACEAE, BAMBUSOIDEAE*)

Описывается новый для науки вид — *Sinocalamus rugosiglumis* Nguyen, приводятся новые номенклатурные комбинации в роде *Sinocalamus* McClure для 6 вьетнамских видов, прежде относившихся к роду *Dendrocalamus* Nees.

Целый ряд видов флоры Вьетнама, относившихся прежде к роду *Dendrocalamus* Nees, следует перевести в описанный позднее род *Sinocalamus* McClure с типом *S. latiflorus* (Munro) McClure (=*Dendrocalamus latiflorus* Munro). Ниже приводим для них новые номенклатурные комбинации, а также диагноз нового для науки вида этого рода.

1. **Sinocalamus nudus (Pilg.) Nguyen comb. nov.** — *Dendrocalamus nudus* Pilg. 1906, Feddes Repert. 3 : 117; E. et A. Camus, 1922, in Lecomte, Fl. Gen. Indoch. 7 : 629.

2. **Sinocalamus hookeri (Munro) Nguyen comb. nov.** — *Dendrocalamus hookeri* Munro, 1866, Trans. Linn. Soc. (London) 26 : 151; E. et A. Camus, 1922, in Lecomte, Fl. Gen. Indoch. 7 : 632.

3. **Sinocalamus hamiltonii (Nees et Arn. ex Munro) Nguyen comb. nov.**— *Dendrocalamus hamiltonii* Nees et Arn. ex Munro, 1868, Trans. Linn. Soc. (London) 26 : 151; E. et A. Camus, 1922, in Lecomte, Fl. Gen. Indoch. 7 : 632.

4. **Sinocalamus patellaris (Gamble) Nguyen comb. nov.** — *Dendrocalamus patellaris* Gamble, 1896, Bamb. Brit. Ind. : 86, tab. 75; id. 1897, in Hook. f., Fl. Brit. Ind. 7 : 406; E. et A. Camus, 1922, in Lecomte, Fl. Gen. Indoch. 7 : 634.

5. **Sinocalamus longifimbriatus (Gamble) Nguyen comb. nov.** — *Dendrocalamus longifimbriatus* Gamble, 1896, Bamb. Brit. Ind. : 92, tab. 81; id. 1897, in Hook. f., Fl. Brit. Ind. 7 : 408; E. et A. Camus, 1922, in Lecomte, Fl. Gen. Indoch. 7 : 636.

6. **Sinocalamus flagellifer (Munro) Nguyen comb. nov.** — *Dendrocalamus flagellifer* Munro, 1866. Trans. Linn. Soc. (London) 26 : 150; E. et A. Camus, 1922, in Lecomte, Fl. Gen. Indoch. 7 : 637.

7. **Sinocalamus rugosiglumis Nguyen sp. nov.** — Culmi ad 12 m alt. et 9 cm in diam., vulgo approximati. Vaginae foliorum squamiformium 20—25 cm lg. et 8—15 cm lt., flavidae, apice rotundatae, sine auriculis, extra pilis rigidis sursum adpressis facile deciduis plus minusve tectae, ligulis ca. 1 mm lg., glabris. Vaginae foliorum omnino evolutorum exauriculatae, ligulis ca 1 mm lg. glabris; laminae lanceolatae, vulgo 20—28 cm lg. et 4—5 cm lt., glabrae, nervis in numero 10—15 parum; petioli 3—5 mm lg. Spiculae bene evolutae ovatae, 7—10 mm lg., sessiles, floribus evolutis 4—5, in ramorum floriferorum 25—50 cm lg. nodis in numero (1) 2—4 (5) positis; rachilla glabra, sine articulationibus; glumae in numero 2—3, tenuiter coriaceae, 4—5 mm lg., ovatae, acutae, dorso glabrae, margine ciliatae, nervis numerosis debilibus; lemmata late ovata, 7—9 mm lg. et 6.5—8.5 mm lt., tenuiter coriacea, acuta, nervis numerosis, prope margines transverse rugosa, margine ciliata, intrinsecus superne brevissime pilosa; paleae lanceolatae, 6—7 mm lg., bicarinatae, secus carinas breviter pilosa. Staminae in numero 6; stigma unicum.

Typus: Vietnam, prov. Vih Phu, silva montana, 19 X 1972, Le Lai (HNF).

Affinitas. A specie proxima *S. latiflorus* (Munro) McClure lemmatis prope margines transverse rugosis differt.

Стебли до 12 м выс. и 9 см в диам., обычно сближенные. Влагалища чешуевидных листьев 20—25 см дл. и 8—15 см шир., желтоватые, на верхушке закругленные, без ушков, снаружи б. м. покрытые легко опадающими вверх прижатыми жесткими волосками, с голыми язычками около 1 мм дл. Влагалища полностью развитых листьев без ушков, с голыми язычками около 1 мм дл.; пластинки ланцетные, обычно 20—28 см дл. и 4—5 мм шир., голые, с жилками в числе 10—15 пар; черешки 3—5 мм дл. Вполне развитые колоски яйцевидные, 7—10 мм дл., сидячие, с 4—5 развитыми цветками, расположенные в числе (1) 2—4 (5) в узлах цветущих ветвей 25—50 см дл.; ось колоска голая, без сочленений; колосковые чешуи в числе 2—3, тонкокожистые, 4—5 мм дл., яйцевидные, острые, на спинке голые, по краю реснитчатые, с многочисленными слабыми жилками; нижние цветковые чешуи широкояйцевидные, 7—9 мм дл. и 6.5—8.5 мм шир., тонкокожистые, острые, с многочисленными жилками, близ краев поперечно-морщинистые, по краю реснитчатые, с внутренней стороны в верхней части очень коротко волосистые; верхние цветковые чешуи ланцетные, 6—7 мм дл., с 2 килями, вдоль килей коротковолосистые. Тычинок 6; рыльце 1.

Тип: Вьетнам, пров. Винь Фу, горный лес, 19 X 1972, Лэ Лай (HNF).

Родство. От наиболее близкого вида *S. latiflorus* (Munro) McClure отличается поперечноморщинистыми близ краев нижними цветковыми чешуями.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 6 V 1989.

УДК 005 : 582.572.2 (235.222)

Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 11

Ю. А. Котухов

НОВЫЙ ВИД РОДА *GAGEA* (*LILIACEAE*) ИЗ ЮЖНОГО АЛТАЯ

Ju. A. KOTUKHOV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *GAGEA* (*LILIACEAE*) FROM THE SOUTHERN ALTAI

С восточных отрогов хр. Азутау (Южный Алтай) описан новый вид рода *Gagea* — *G. azutavica*, близкий к западнотянь-шаньскому *G. pseudominutiflora*.

Gagea azutavica Kotuch. sp. nov. — Bulbus 4—7 mm in diam. globosus, tunicis coriaceis pallide fuscis tectus, basi sub tunica communi a latere bulbilli vegetativi inserti bulbillis aliquot minutis atro-brunneis praeditus. Bulbillua vegetativus solitarius, atro-brunneus, cochleariformis, facie insertionis foveolato-alveolata. Caulis 5.5—6 cm altus, firmus, suprene ramosus, atro-viridis, inter bulbum et bulbillum vegetativum in axilla folii radicalis secundi orindus. Folia radicalia duo, inflorescentia duplo longiora, filiformia, 0.5—0.8 mm in diam. primum sectione canaliculato-semirotundum, secundum vero orbiculari-triangulare. Folia caulina alterna, inferius inflorescentiam aequans vel superans, late lanceolatum, apice subito et longe attenuatum, superiora diminuta, sparse ciliata. Flores inflorescentiam 2—8 floram densam formantes, pedicellis tenuibus flexibilibus, post anthesin erecti. Perianthii phylla 6—8.2 mm longa, post anthesin elongata, obtusa, intus lucide flava, extus atro-viridia: exteriora 1.5—1.7 mm lata, interioribus ad 0.3—0.5 mm breviora lineari elliptica, interiora 1.5 mm lata, apice rotundata et introflexa, post anthesin conniventia quam ob rem perianthium anguste cyathiforme basi rotundato-cuneatu fit. Ovarium elongatum, in stipitem angustatum. Capsula perianthio duplo brevior, subgloboso-triangulari-obovoidea, breviter stipitata.

Typus: montes Altai Australis, brachia orientalia jugi Azutau, mons Marmoreus dictus, in regione media 1000—1300 m s. m., declive austro-orientalis in areas argilloso-schistosis 25 IV 1982, Ju. Kotuchov (LE, isotypus AA).

Affinitas. A *G. pseudominutiflora* Levichev cuiaffinus est, magnitudine, caule 5.5—6 cm (nec ad 3—5 cm) alto, superne (nec ab ima basi) ramoso, folio caulino inferiore inflorescentiam aequante vel superante (nec ea breviore) necnon perianthii phyllis lon gioribus (6—8.2 mm, nec 5—6 mm) benediffert.

Distributio. Juga montium Altai Australis.

Луковица 4—7 мм в диам., шаровидная, покрытая светло-бурыми кожистыми оболочками, в общей оболочке у основания со стороны прикрепления вегетативной луковички расположена группа мелких темно-коричневых луковичек. Вегетативная луковичка одиночная темно-коричневая, ложковидная, поверхность прикрепления — ячеисто-ямочная. Стебель 5.5—6 см выс., крепкий, в верхней части разветвленный, темно-зеленый, выходит между луковицей и вегетативной луковичкой в пазухе второго прикорневого листа. Прикорневых листьев два, в два раза превышающих соцветие, нитевидных, 0.5—0.8 мм в диам., на срезе: первый — желобчато-полукруглый, второй — округло-треугольный. Стеблевые листья очередные, нижний равен или превышает соцветие, широколанцетный, на верхушке быстро и длинно оттянутый, верхние — уменьшающиеся, с редкими ресничками. Цветки в густом 2—8-цветковом соцветии, на тонких изгибистых цветоножках, после отцветания вверх направленные. Листочки околоцветника 6—8.2 мм дл., после цветения удлиняющиеся, тупые, с внутренней стороны ярко-желтые, снаружи темно-зеленые; наружные 1.5—1.7 мм шир., на 0.3—0.5 мм короче внутренних, линейно-эллиптические, внутренние 1.5 мм шир., линейно-эллиптические, на верхушке закругленные и внутрь загнутые, по отцветании смыкаются, околоцветник приобретает узкобокаловидную форму, с округло-клиновидным основанием. Завязь удлиненная, сужающаяся в ножку. Коробочка в 2 раза короче околоцветника, округлотреугольно-обратнояйцевидная, на короткой ножке.

Тип: Южный Алтай, восточные отроги хр. Азутау, гора Мраморная, средний пояс, 1000—1300 м над ур. м., юго-восточный склон, глинисто-щебнистые участки, 25 IV 1982, Ю. Котухов (LE, изотип — AA).

Родство. От близкого вида *G. pseudominutiflora* Levichev легко отличается более крупными размерами, в верхней части разветвленным стеблем 5.5—6 см (а не 3—5 см, ветвистым от основания), нижним равным или превышающим соцветие листом (а не короче соцветия) и более длинными листочками околоцветника (6—8.2 мм, а не 5—6).

Географическое распространение. Хребты Южного Алтая.

Автор выражает благодарность И. Г. Левичеву за консультацию по вопросам ботанической номенклатуры.

Алтайский ботанический сад АН КазССР,
Лениногорск.

Получено 8 II 1989.

УДК 005 : 582.662 (55)

Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 11

В. П. Бочанцев, Х. Ахани

НОВАЯ СЕКЦИЯ И НОВЫЙ ВИД РОДА *SALSOLA* (*CHENOPODIACEAE*) ИЗ ЮЖНОГО ИРАНА

V. P. BOTSCHANTSEV, H. AKHANI. A NEW SECTION AND A NEW SPECIES OF THE GENUS *SALSOLA* (*CHENOPODIACEAE*) FROM THE SOUTHERN IRAN

Описаны новая секция и новый вид рода *Salsola* сем. *Chenopodiaceae* из южного Ирана.

Одним из авторов настоящей статьи, доктором H. Akhani, было обнаружено очень своеобразное растение из южного Ирана. Оно оказалось не только новым видом, но и представителем новой секции рода *Salsola* L.

Salsola L. sect. Obpyrifolia Botsch. et Akhani sect. nov. — Suffrutex ramis foliisque alternis glabris. Folia caulina et floralia carnosa, obpyriformia, in axilla pilis sat longis rectis sed apice flexuosis, post defoliationem persistentibus copiosis donata. Inflorescentia paniculata; flores 1—5 in axilla folii floralis siti, omnes bibracteolati. Perianthii phylla 5 glabra, ovalia, apice rotundata, a lateribus et apice paleaceo-marginata, frutificatione multo supra medium alas paleaceas horizontales praebentia, supra alas fornicatim rotundato-conniventia. Stamina 5, filamentis ad antheras sensim angustatis, margini disci hypogyni affixis. Antherae ovales, ad medium partitae, exappendiculatae. Discus hypogynus patelliformis, lobis semirotundis incrassatis papillosis. Stigmata carnosa plana brevia lata, apice rotundata, stylo brevi. Semina horizontalia, pericarpio paleaceo, embryo spiralis.

Typus: *S. obpyrifolia* Botsch. et Akhani.

Affinitas. A *Salsola* L. sect. *Coccosalsola* Fenzl foliis caulinis floralibusque obpuriformibus glabris, antheris exappendiculatis, stigmatibus planis latis apice rotundatis carnosis brevibus et stylo brevi differt.

Полукустарник с очередными, голыми ветвями и листьями. Стеблевые и прицветные листья мясистые, обратногрушевидные, в пазухе с обильными, довольно длинными, прямыми, но с извитыми верхушками волосками, остающимися после опадения листьев. Соцветие метельчатое; цветки по 1—5 в пазухе прицветного листа, каждый с двумя прицветничками. Листочков околоцветника 5, голых, овальных, с закругленной верхушкой, с боков и сверху пленчато окаймленных, при плодах, значительно выше середины, развивающих горизонтальные пленчатые крылья, над крыльями собранных закругленным сводом. Тычинок 5. Тычиночные нити постепенно к пыльникам суженные, прикрепленные к краю подпестичного диска. Пыльники овальные, разделенные до середины, без придатков. Подпестичный диск блюдцевидный, с полукруглыми, утолщенными, покрытыми сосочками лопастями. Рыльца мясистые, плоские, короткие, широкие, с закругленной верхушкой, сидят на коротком столбике. Семена горизонтальные, околоплодник пленчатый, зародыш спиральный.

Тип: *S. obpyrifolia* Botsch. et Akhani.

Родство. От *Salsola* L. sect. *Coccosalsola* Fenzl отличается голыми, обратногрушевидными стеблевыми и прицветными листьями, пыльниками без придатков и плоскими, широкими, с закругленной верхушкой, мясистыми, короткими рыльцами, сидящими на коротком столбике.

Salsola obpyrifolia Botsch. et Akhani sp. nov. — Suffrutex ad 70 cm altus, ramis foliisque alternis glabris. Folia caulina 4—10 mm longa, 2.5—4 mm crassa, obpyriformia decurrentia, in axilla pilis sat longis rectis sed apice flexuosis copiosis, post defoliationem persistentibus et pro more foliis brevioribus fasciculatis donata. Inflorescentia paniculata, ramulis floriferis flore terminatis. Flores 1—5 in axilla folii floralis siti, omnes bibracteolati. Folia floralia 1.7—4 mm longa, 1—2.5 mm crassa, bracteolis perianthioque longiora, obpyriformia, decurrentia, in axilla pilis sat longis, rectis, sed apice flexuosis, copiosis praedita. Bracteolae exteriores 1.8 mm longae, 1.5 mm latae, perianthio breviores, squamiformes, ovales, apice obtusae carnosae, a lateribus paleaceae, in axilla pilis sat longis rectis, sed apice flexuosis copiosis praeditae; interiores — 0.9 mm longae, 1 mm latae, perianthio breviores, squamiformes, ovales, lateribus apiceque paleaceomarginatae, in axilla pilis sat longis rectis, sed apice flexuosis copiosis praeditae. Perianthii 2.5 mm longi, 7 mm lati (alis inclusis), phylla 5, glabra, ovalia, apice rotundata, lateribus apiceque paleaceo-marginata, fructificatione prope apicem (ad 4/5-long.) alas paleaceas horizontales (duas angustiores) praebentia, supra alas fornicatim rotundato-conniventia. Stamina 5; filamenta plana, ad antheras sensim angustata, margini disci hypogyni affixa; antherae 0.7 mm longae, 0.5 mm latae, ovales, ad medium partitae, exappendiculatae; discus hypogynus patelliformis, lobis semirotundis incrassatis papillosis. Stigmata carnosa, plana, brevia (0.2 mm longa), lata (0.4 mm lata), apice rotundata, stylo aequilonga. Semina horizontalia, pericarpium paleaceum; embryo spiralis.

Typus: Iran. Bandar-Abbas: Minab, Tiab (DO3), alt. 20 m, 21 XI 1983, V. Mozaffarian (TARI, iso.-LE).

Affinitas. A speciebus sect. *Coccosalsola* Fenzl notis sectionis differt.

Distributio. Iran Australis.

Полукустарник до 70 см выс. с очередными, голыми ветвями и листьями. Стеблевые листья 4—10 мм дл. и 2.5—4 мм толщ., обратногрушевидные, низбегающие, в пазухе с обильными довольно длинными, прямыми, но с извитыми верхушками волосками, остающимися после опадения листьев и обычно с пучком более коротких листьев. Соцветие метельчатое, цветоносные веточки заканчиваются цветком. Цветки по 1—5 в пазухе прицветного листа, каждый с двумя прицветничками. Прицветные листья 1.7—4 мм дл. и 1—2.5 мм толщ., длиннее прицветничков и околоцветника, обратногрушевидные, низбегающие, в пазухе с обильными, довольно длинными, прямыми, но с извитыми верхушками волосками. Прицветнички наружные 1.8 мм дл. и 1.5 мм шир., короче околоцветника, чешуевидные, овальные, с тупой мясистой верхушкой, с боков пленчатые, в пазухе с обильными довольно длинными, прямыми, но с извитыми верхушками волосками; внутренние — 0.9 мм дл. и 1 мм шир., короче околоцветника, чешуевидные, овальные, с боков и сверху пленчато окаймленные, в пазухе с обильными довольно длинными, прямыми, но с извитыми верхушками волосками. Околоцветник 2.5 мм дл. и 7 мм шир. (с крыльями). Листочков околоцветника 5, голых, овальных с закругленной верхушкой, с боков и сверху пленчато окаймленных, при плодах близко к верхушке (на 4/5 дл. от основания) развивающих горизонтальные пленчатые крылья (два крыла более узких), над крыльями собранных закругленным сводом. Тычинок 5; тычиночные нити плоские, постепенно к пыльникам суженные, прикрепленные к краю подпестичного диска; пыльники 0.7 мм дл. и 0.5 мм шир., овальные, разделенные на 1/2, без придатка; подпестичный диск блюдцевидный с полукруглыми, утолщенными, покрытыми сосочками лопастями. Рыльца мясистые, плоские, короткие (0.2 мм дл.), широкие (0.4 мм шир.), с закругленной верхушкой, одинаковой длины со столбиком. Семена горизонтальные, околоплодник пленчатый, зародыш спиральный.

Тип: Iran. Bandar-Abbas: Minab, Tiab (DO3), alt. 20 m, 21 XI 1983, V. Mozaffarian (TARI, iso.-LE).

Родство. От видов sect. *Coccosalsola* Fenzl отличается теми же признаками, что отграничивают от нее описываемую здесь sect. *Obpyrifolia* Botsch. et Akhani.

Распространение. Южный Иран.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Исследовательский институт
лесов и пастбищ,
Тегеран.

Получено 4 IV 1989.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.594.2 (597)

Л. В. Аверьянов, Зыонг Дык Гуен

РЕДКИЕ ВИДЫ РОДА *DENDROBIUM* (*ORCHIDACEAE*) ВО ФЛОРЕ ВЬЕТНАМА

L. V. AVERYANOV, DUONG DUC HUYEN.
RARE SPECIES OF THE GENUS *DENDROBIUM* (*ORCHIDACEAE*)
IN THE VIETNAMESE FLORA

Приводятся новые местонахождения для 13 видов рода *Dendrobium* (*Orchidaceae*) на территории СРВ.

Предлагаемая работа содержит данные о новых местонахождениях ряда видов рода *Dendrobium* Sw. (*Orchidaceae*), полученные при определении гербарных образцов, собранных в разное время на территории СРВ и хранящихся в Гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE) и Центра экологии и биологических ресурсов Национального центра научных исследований СРВ (HN). Как и в более ранних публикациях на эту тему (Аверьянов, 1988а, б, 1989; Аверьянов, Ву Нгок Лонг, 1989), при указании местонахождений видов текст гербарных этикеток (приводящийся на языке оригинала) максимально сокращен и включает следующую информацию: местонахождение, дату сбора, номер, фамилию или обозначение коллектора (индексом «LX-VN» обозначены сборы Советско-Вьетнамской экспедиции), индекс гербария, в котором хранится данный образец.

Dendrobium acinaciforme Roxb.

Prov. Ha Nam Ninh, Cuc Phuong, Xom Bong. 12 VII 1971 N 658 Hop et Khoi. (HN); Prov. Gialai-Kontum, Kbang, Songlang. 17 VI 1988 N 1226 Phuong. (HN); Prov. Gialai-Kontum, Kbang, Tram Lap. 04 I 1989 N 4073 LX-VN. (HN, LE).

Dendrobium aduncum Wall. ex Lindl.

Prov. Gialai-Kontum. 1985 N 0/110 LX-VN. (LE) (sub «*Dendrobium faulhaberianum* Schlechter», Aver. 1988, Bot. Journ. (Leningrad) 73, 5 : 726); Prov. Vinh Phu, Tam Dao. 23 I 1988 N 0/41 LX-VN. (LE).

Dendrobium chrysotoxum Lindl.

Prov. Gialai-Kontum, Kontum, Dacuy. 25 V 1985 N 0/702 LX-VN. (LE).

Dendrobium crumenatum Sw.

Prov. Dac Lac, Easup, Krongna, Buon Don. 16 VIII 1987 N 290 N. T. Hiep. (HN, LE).

Dendrobium ellipsophyllum Tang et Wang.

Prov. Gialai-Kontum, Kbang, Songlang. 17 VI 1988 N 1228 Phuong. (HN); Prov. Gialai-Kontum, Kbang, Tram Lap. 04 I 1989 N 4074 LX-VN. (HN, LE).

Dendrobium faulhaberianum Schlechter.

Prov. Gialai-Kontum, Kbang, Tram Lap. 19 VI 1988 N 1281 Phuong. (HN, LE).

Dendrobium gratiosissimum Reichenb. f.

Prov. Gialai-Kontum, Chupa, Gia Lu. 21 V 1985 N 2114 LX-VN. (HN, LE).

Dendrobium indivisum (Blume) Miq.

Prov. Dac Lac, Dacmil. 12 XII 1979 N 1079 Bien. (HN).

Dendrobium lindleyi Steud.

Prov. Gialai-Kontum, Kbang, Tram Lap. 04 I 1989 N 4130 LX-VN. (HN, LE).

Dendrobium longicornu Lindl.

Prov. Vinh Phu, Tam Dao. VII 1988 N 14934 Vu Nguyen Tu. (HN).

Dendrobium parishii Reichenb. f.

Hai Phong, Cat Hai, Cat Ba. 18 XII 1986 N 3264 LX-VN. (HN, LE).

Dendrobium secundum (Blume) Lindl.

Prov. Lam Dong, Dalat. 1983 sine N LX-VN. (LE); Prov. Dac Lac, Easup, Krongna, Buon Don. 20 III 1987 N 291, N 292 N. T. Hiep. (HN, LE).

Dendrobium unicum Seidenf.

Prov. Gialai-Kontum, Mang Giang, Dak Doa. 19 IV 1978 N 396 Nguyen Huu Hien. (HN); Prov. Gialai-Kontum. 22 IV 1978 N P-2756 Phan Ke Loc. (HN).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверьянов Л. В. Новые и редкие виды орхидных (*Orchidaceae*) во флоре Вьетнама // Бот. журн. 1988а. Т. 73, № 5. С. 720—729. — *Аверьянов Л. В.* Новые и редкие виды семейства *Orchidaceae* во флоре Вьетнама // Бот. журн. 1988б. Т. 73, № 6. С. 892—898. — *Аверьянов Л. В.* Новые и редкие виды семейства *Orchidaceae* во флоре Вьетнама // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 9. С. 1347—1355. — *Аверьянов Л. В.*, *Ву Нгок Лонг.* Редкие виды рода *Eria* (*Orchidaceae*) во флоре Вьетнама // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 10. С. 1518.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Центр экологии и биологических ресурсов
Национального центра научных исследований СРВ,
Ханой.

Получено 15 III 1989.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 582 : 576.312.3 (234.421.1)

Л. А. Тасенкевич, Е. И. Высоцкая, Н. К. Воробец

ЧИСЛА ХРОМОСОМ РЕДКИХ И ЭНДЕМИЧНЫХ ВИДОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ УКРАИНСКИХ КАРПАТ

L. A. TASENKEVITCH, E. I. VYSOTSKAJA, N. K. VOROBETZ.
CHROMOSOME NUMBERS IN RARE AND ENDEMIC SPECIES OF VASCULAR PLANTS FROM THE UKRAINIAN CARPATHIANS

Определены хромосомные числа 17 редких и эндемичных видов Украинских Карпат, из них у трех видов — впервые, у двух — отличающиеся от ранее опубликованных, у восьми — впервые из этого района.

Caryophyllaceae

Silene dubia Herbich, **2n=24**. Ивано-Франковская обл., Верховинский р-н, гора Мокрынив Камень, 1400 м над ур. м., 1987, № 8706, Тасенкевич.[1]

Ranunculaceae

** *Aconitum nanum* (Baumg.) Simonk., **2n=32**. Ивано-Франковская обл., Верховинский р-н, вершина горы Поп Иван, 2020 м над ур. м., 1988, № 8811, Тасенкевич.

Saxifragaceae

* *Saxifraga bryoides* L., **2n=26**. Ивано-Франковская обл., Верховинский р-н, гора Поп Иван, 1900 м над ур. м., 1987, № 8719, Тасенкевич.

* *S. carpathica* Reichenb., **2n=16**. Ивано-Франковская обл., Верховинский р-н, гора Поп Иван, 1900 м над ур. м., 1987, № 8715, Тасенкевич; **2n=32.*** Ивано-Франковская обл., Верховинский р-н, вершина горы Поп Иван, 2020 м над ур. м., 1988, № 8808, Тасенкевич.

Apiaceae

* *Bupleurum longifolium* L., **2n=16**. Ивано-Франковская обл., Верховинский р-н, гора Чивчин, 1620 м над ур. м., 1987, № 8712, Тасенкевич.

Primulaceae

* *Cortusa matthioli* L., **2n=24**. Закарпатская обл., Тячевский р-н, уроч. Великая Уголька, известняковая скала Гребинь, 970 м над ур. м., 1988, № 8802, Тасенкевич.

---

[1] Одной звездочкой обозначены таксоны, для которых числа хромосом определены впервые из территории Украинских Карпат; двумя — впервые для территорий СССР; звездочкой у чисел — числа, отличающиеся от ранее опубликованных. Гербарные образцы хранятся в гербарии Львовского отделения Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР.

Lamiaceae

* *Melittis melissophyllum* L., **2n=30.** Закарпатская обл., Тячевский р-н, уроч. Малая Уголька, известняковая скала Чурь, 720 м над ур. м., 1988, № 8804, Тасенкевич.

** *Acinos baumgartenii* (Simonk.) Klok., **2n=18.** Закарпатская обл., Тячевский р-н, уроч. Малая Уголька, известняковая скала Копыця, 760 м над ур. м., 1988, № 8801, Тасенкевич.

* *Thymus pulcherrimus* Schur, **2n=28.*** Ивано-Франковская обл., Верховинский р-н, гора Чивчин, 1650 м над ур. м., 1987, № 8711, Тасенкевич.

Scrophulariaceae

Veronica baumgartenii Roem. et Schult., **2n=14.** Ивано-Франковская обл., Верховинский р-н, гора Поп Иван, 2000 м над ур. м., 1988, № 8807, Тасенкевич.

Campanulaceae

** *Campanula kladniana* (Schur) Witas., **2n=34.** Ивано-Франковская обл., Верховинский р-н, гора Чивчин, 1500 м над ур. м., 1987, 1988, № 8709, 8816, Тасенкевич.

Asteraceae

Leucanthemum waldsteinii (Sch. Bip.) Pouzar, **2n=18.** Ивано-Франковская обл. Верховинский р-н, окр. пос. Буркут, около 900 м над ур. м., 1987, № 8703, Тасенкевич.

* *Doronicum clusii* (All.) Tausch, **2n=120.** Ивано-Франковская обл., Верховинский р-н, гора Поп Иван, 2000 м над ур. м., 1988, № 8806, Тасенкевич.

D. carpaticum (Griseb. et Schenk) Nym. **2n=60.** Ивано-Франковская обл., Верховинский р-н, окр. пос. Буркут, около 900 м над ур. м., 1987, 1988, № 8701, 8718, 8814, Тасенкевич.

Cirsium waldsteinii Rouy, **2n=20.*** Ивано-Франковская обл., Верховинский р-н, окр. пос. Буркут, около 900 м над ур. м., 1987, № 8704, Тасенкевич.

Poaceae

Festuca saxatilis Schur, **2n=42.** Ивано-Франковская обл., Верховинский р-н, гора Чивчин, 1600 м над ур. м., 1987, № 8713, Тасенкевич.

* *Trisetum alpestre* (Host) Beauv., **2n=14.** Ивано-Франковская обл., Верховинский р-н, гора Мокрынив Камень, 1400 м над ур. м., 1987, 1988, № 8707, 8815, 8817, Тасенкевич; Закарпатская обл., Тячевский р-н, уроч. Великая Уголька, известняковая скала Гребинь, 810 м над ур. м., 1988, № 8803, Тасенкевич.

Институт ботаники АН УССР
(Львовское отделение).

Получено 27 II 1989.

УДК 576.316.7 : 582.5/8 (476) Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 11

Л. В. Семеренко

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВ *ASTERACEAE, FABACEAE, ORCHIDACEAE, POACEAE* ФЛОРЫ БЕРЕЗИНСКОГО БИОСФЕРНОГО ЗАПОВЕДНИКА (БССР)

L. V. SEMERENKO. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME MEMBERS OF THE FAMILIES *ASTERACEAE, FABACEAE, ORCHIDACEAE* AND *POACEAE* FROM THE BEREZINSKY BIOSPHERE RESERVATION (BYELORUSSIA) FLORA

Asteraceae

Arnica montana L., **2n=38**. Домжерицкое лесничество, кв. 334, 1986, № 140, Семеренко, Швец; Домжерицкое лесничество, кв. 283, 1986, № 202, Семеренко, Швец; Крайцевское лесничество, кв. 497, 1986, № 210, Семеренко, Швец.[1]

Artemisia absinthium L., **2n=18**. Окр. дер. Домжерицы, 1985, № 120, Семеренко, Швец.

A. vulgaris L., **2n=36**.* Окр. дер. Домжерицы, 1985, № 119, Семеренко, Швец.[2]

Carlina vulgaris L., **2n=20**. Домжерицкое лесничество, кв. 271, 1985, № 128, Семеренко, Швец.

Centaurea phrygia L., **2n=22**. Рожнянское лесничество, кв. 230, 1985, № 107, Семеренко, Швец.

Fabaceae

* *Astragalus arenarius* L., **2n=16**. Крайцевское лесничество, кв. 472, 1986, № 196, Семеренко, Швец; Рожнянское лесничество, кв. 205, 1986, № 195, Семеренко, Швец.

A. danicus Retz., **2n=16**. Домжерицкое лесничество, кв. 265, 1986, № 151, Семеренко, Швец; Рожнянское лесничество, кв. 245, 1986, № 170, Семеренко, Швец.

A. glycyphyllos L., **2n=16**. Рожнянское лесничество, кв. 230, 1985, № 106, Семеренко, Швец; Домжерицкое лесничество, кв. 334, 1986, № 139, Семеренко, Швец.

Lathyrus laevigatus (Waldst. et Kit.) Gren, **2n=14**. Домжерицкое лесничество, кв. 334а, 1976, № 437, Симонович.

L. niger (L.) Bernh., **2n=14**. Рожнянское лесничество, кв. 230, 1986, № 113, Блажевич, Швец; Домжерицкое лесничество, кв. 334, 1986, № 136, Семеренко, Швец.

L. pratensis L., **2n=14**. Рожнянское лесничество, кв. 230, 1985, № 116, Семеренко, Швец; Домжерицкое лесничество, кв. 334, 1986, № 132, Семеренко, Швец.

L. sylvestris L., **2n=14**. Рожнянское лесничество, кв. 230, 1985, № 115, Семеренко, Швец; Домжерицкое лесничество, кв. 334, 1986, № 135, Семеренко, Швец.

L. vernus (L.) Bernh., **2n=14**. Домжерицкое лесничество, кв. 265, 1986, № 146, Семеренко, Швец.

Lupinus polyphyllos Lindl., **2n=48**. Домжерицкое лесничество, кв. 270, 1986, № 152а, Семеренко, Швец.

---

[1] Исследованные образцы хранятся в Гербарии Института экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича АН БССР (MSK).

[2] Звездочкой отмечены виды, для которых в СССР число хромосом определено впервые, и новое определение числа хромосом.

Medicago lupulina L., **2n=16, 32**. Окр. дер. Домжерицы, 1986, № 157, Семеренко, Швец.

Melilotus albus Medik., **2n=16**. Домжерицкое лесничество, кв. 285, 1985, № 130, Семеренко, Швец.

Onobrychis arenaris (Kit.) DC., **2n=28**. Рожнянское лесничество, кв. 245, 1986, № 178, Семеренко, Швец.

Sarothamnus scoparius (L.) Koch., **2n=46**. Рожнянское лесничество, кв. 230, 1985, № 118а, Семеренко, Швец.

Trifolium alpestre L., **2n=16**. Рожнянское лесничество, кв. 230, 1985, № 118, Семеренко, Швец; Домжерицкое лесничество, кв. 334а, 1986, № 137, Семеренко, Швец.

T. arvense L., **2n=14**. Рожнянское лесничество, кв. 230, 1985, № 103, Семеренко, Швец.

T. hybridum L., **2n=16**. Крайцевское лесничество, кв. 437, 1987, № 361, Семеренко, Швец.

T. medium L., **2n≈80**. Домжерицкое лесничество, кв. 264, 1986, № 155, Семеренко, Швец.

T. montanum L., **2n=16**. Домжерицкое лесничество, кв. 334, 1986, № 138, Семеренко, Швец; Рожнянское лесничество, кв. 230, 1986, № 165, Семеренко, Швец.

T. pratense L., **2n=14**. Рожнянское лесничество, кв. 230, 1985, № 102, Семеренко, Швец; Домжерицкое лесничество, кв. 264, 1986, № 156, Семеренко, Швец.

T. repens L., **2n=32**. Домжерицкое лесничество, кв. 264, 1986, № 159, Семеренко, Швец.

Vicia angustifolia Reichard, **2n=12**. Домжерицкое лесничество, кв. 284а, 1986, № 204а, Семеренко, Швец.

V. cassubica L., **2n=12**. Рожнянское лесничество, кв. 230, 1985, № 32, Семеренко, Швец; Домжерицкое лесничество, кв. 334, 1986, № 134, Семеренко, Швец; Терешкинское лесничество, кв. 344, 1987, № 386, Семеренко, Швец.

V. cracca L., **2n=28**. Домжерицкое лесничество, кв. 271, 1985, № 92, Семеренко, Швец.

V. sativa L., **2n=12**. Окр. дер. Домжерицы, 1986, № 203, Семеренко.

V. sepium L., **2n=14**. Домжерицкое лесничество, кв. 265, 1985, № 29, Семеренко, Швец.

V. sylvatica L., **2n=14**. Домжерицкое лесничество, кв. 265, 1986, № 208, Семеренко, Швец.

Orchidaceae

Cephalanthera rubra (L.) Rich., **2n=48**.* Рожнянское лесничество, кв. 245а, 1987, № 410, Семеренко, Ставровская.

Cypripedium calceolus L., **2n=20**. Крайцевское лесничество, кв. 401, 1986, № 182, Семеренко, Швец.

Dactylorhiza fuchsii (Druce) Soó, **2n=40**. Рожнянское лесничество, кв. 230, 1985, № 34, Семеренко, Швец; Крайцевское лесничество, кв. 401, 1986, № 183, Семеренко, Швец; Домжерицкое лесничество, кв. 334а, 1986, № 133, Семеренко, Швец; Домжерицкое лесничество, кв. 264, 1986, № 158, Семеренко, Швец; Терешкинское лесничество, кв. 326, 1987, № 396, Семеренко, Швец.

D. incarnata (L.) Soó, **2n=40**. Домжерицкое лесничество, кв. 246, 1987, № 405, Семеренко, Швец.

D. maculata (L.) Soó, **2n=80**. Рожнянское лесничество, кв. 187, 1987, № 375, Ставровская, Семеренко; Крайцевское лесничество, кв. 449а, 1987, № 362, Ставровская, Семеренко.

Epipactis atrorubens (Hoffm. ex Bernh.) Schult., **2n=40**. Рожнянское лесничество, кв. 230, 1985, № 40, Семеренко, Швец; Рожнянское лесничество, кв. 245, 1986, № 171, Семеренко, Швец; Крайцевское лесничество, кв. 401, 1986, № 181, Ставровская, Семеренко.

E. palustris (L.) Crantz, **2n=40.** Домжерицкое лесничество, кв. 246, 1987, № 401, Семеренко, Ставровская.

Goodyera repens (L.) R. Br., **2n=32, 40.*** Крайцевское лесничество, кв. 401, 1986, № 184, Семеренко, Швец; Рожнянское лесничество, кв. 230, 1986, № 172, Семеренко, Швец.

Gymnadenia conopsea (L.) R. Br., **2n=40.** Домжерицкое лесничество, кв. 334, 1987, № 354, Семеренко, Швец.

Listera cordata (L.) R. Br., **2n≈38.** Крайцевское лесничество, кв. 401, 1986, № 179, Семеренко, Ставровская.

L. ovata (L.) R. Br., **2n=34—36.** Крайцевское лесничество, кв. 401, 1986, № 180, Ставровская, Семеренко.

Platanthera bifolia (L.) Rich., **2n=42.** Рожнянское лесничество, кв. 230, 1985, № 35, Семеренко, Швец; Терешкинское лесничество, кв. 344, 1987, № 390, Ставровская, Семеренко.

Poaceae

Calamagrostis arundinacea (L.) Roth., **2n=28.** Терешкинское лесничество, кв. 344, 1987, № 385, Семеренко, Швец; Рожнянское лесничество, кв. 187, 1987, № 373, Семеренко, Швец.

C. epigeios (L.) Roth., **2n=28.** Рожнянское лесничество, кв. 231, 1987, № 409, Ставровская, Семеренко.

Corynephorus canescens (L.) Beauv., **2n=14.** Рожнянское лесничество, кв. 187, 1987, № 374, Семеренко; Домжерицкое лесничество, кв. 245, 1987, № 407, Семеренко.

Hierochloë australis (Schred.) Roem. et Schult., **2n=14.** Домжерицкое лесничество, кв. 265, 1985, № 78, Дмитриева.

Lolium perenne L., **2n=14.** Окр. дер. Слобода, 1986, № 192, Ставровская, Семеренко.

Sieglingia decumbens (L.) Bernh., **2n=36.** Терешкинское лесничество, кв. 326, 1987, № 394, Семеренко, Швец.

Институт экспериментальной ботаники АН БССР,
Минск.

Получено 9 III 1989.

УДК 576.316.7 : 585.5 (571.6)

Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 11

В. Н. Стародубцев

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ВИДОВ СЕМЕЙСТВ *ACERACEAE, BRASSICACEAE, CYPERACEAE, EUPHORBIACEAE, PAPAVERACEAE, RANUNCULACEAE* С ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА СССР

V. N. STARODUBTSEV. CHROMOSOME NUMBERS IN THE SPECIES OF THE FAMILIES *ACERACEAE, BRASSICACEAE, CYPERACEAE, EUPHORBIACEAE, PAPAVERACEAE* AND *RANUNCULACEAE* FROM THE SOVIET FAR EAST

Aceraceae

* *Acer ginnala* Maxim., **2n=26**. Владивосток, долина р. Малая Седанка, 1988, № 8804, Стародубцев.[1]

* *A. mandshuricum Maxim.*, **2n=26**. Владивосток, долина р. Малая Седанка, 1988, № 8829, Стародубцев.[2]

Brassicaceae

Cardamine leucantha (Tausch) O. E. Schulz, **2n=16**. Владивосток, долина р. Малая Седанка, 1988, № 8813, Стародубцев.

Cyperaceae

* *Carex siderosticta* Hance, **2n=24**. Владивосток, долина р. Малая Седанка, 1979, № 7993, Стародубцев.

Euphorbiaceae

Securinega suffruticosa (Pall.) Rehd., **2n=12**.* Приморский край, Ханкайский р-н, близ с. Турий Рог, 1975, № 7504, Стародубцев.

Papaveraceae

Chelidonium majus L., **2n=10**. Владивосток, долина р. Малая Седанка, 1979, № 7943, Стародубцев.

Ranunculaceae

Adonis amurensis Regel et Radde, **2n=32**.* Сахалинская обл., о-в Сахалин, близ Южно-Сахалинска по р. Еланьке, 1980, № 8024, Недолужко, Стародубцев.

Anemonastrum brevipedunculatum (Juz.) Holub, **2n=14**. Приморский край, Дальнегорский р-н, близ пос. Рудная Пристань, 1984, № 8491, Стародубцев.

A. sachalinensis (Juz.) Starodub., **2n=14**. Сахалинская обл., о-в Сахалин, близ Южно-Сахалинска, «Пик Чехова», 1980, № 8076, Стародубцев; Камчатская обл., п-ов Камчатка, Елизовский р-н, близ пос. Термальный, 1981, № 8112, Стародубцев.

---

[1] Все процитированные образцы хранятся в Гербарии Ботанического сада ДВО АН СССР, Владивосток.

[2] Звездочкой отмечены виды, для которых в СССР число хромосом определено впервые, а также новые числа хромосом (по сравнению с ранее определенными).

A. sibiricum (L.) Holub, 2n=14. Камчатская обл., п-ов Камчатка, Пенжинский р-н, близ пос. Манилы, 1981, № 81209, Стародубцев; Магаданская обл., близ Магадана, пос. Снежная Долина, 1981, № 81314, Стародубцев.

Ботанический сад ДВО АН СССР,
Владивосток.

Получено 7 II 1989.

УДК 576.316.7 : 582 (571.6)

Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 11

Н. С. Пробатова, А. П. Соколовская, Э. Г. Рудыка

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ О-ВА КУНАШИР, КУРИЛЬСКИЕ ОСТРОВА

N. S. PROBATOVA, A. P. SOKOLOVSKAYA, E. G. RUDYKA. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME SPECIES OF VASCULAR PLANTS FROM THE KUNASHIR ISLAND (THE KURIL ISLANDS)

Apiaceae

Cicuta virosa L., 2n=22. Пос. Южно-Курильск, южная окраина, 1987, N 6743, Пробатова (VLA).[1]

Cryptotaenia japonica Hassk., 2n=20. Охранная зона заповедника «Курильский» на 16-м км трассы Южно-Курильск—Менделеево, горячие ключи в 2 км к югу от мыса Столбчатый, N 6785 (ЭР);[2] мыс Алехина, N 6771 (ЭР).

Asteraceae

Achillea asiatica Serg., 2n=36. Заповедник «Курильский», кальдера вулкана Головнина, окр. оз. Горячее, близ кордона «Кипящее», N 6755.

**Hieracium floribundum* Wimm. et Grab., 2n≈36. Окраина пос. Лагунное, у дороги к оз. Лагунное, N 6751.[3]

Ixeridium dentatum (Thunb.) Tzvel., 2n=20. Заповедник «Курильский», кальдера вулкана Головнина, у дороги к кордону между оз. Кипящее и Горячее, N 6766; окр. пос. Горячий Пляж, N 6730.

Leontodon autumnalis L., 2n=12. Окр. пос. Лагунное, у дороги к оз. Лагунное, N 6753 (ЭР).

Leucanthemum vulgare Lam., 2n=18. Окр. пос. Горячий Пляж, N 6733 (ЭР).

Crassulaceae

**Sedum kurilense* Worosch., 2n=32. Бухта Лагунная, приморский склон, N 6803 (ЭР).

---

[1] Материал для исследования был собран Н. С. Пробатовой в июле—августе 1987 г. Документирующие гербарные образцы растений хранятся в Дальневосточном региональном гербарии (VLA) при Биолого-почвенном институте ДВО АН СССР, г. Владивосток.

[2] Образцы, изученные Э. Г. Рудыкой, отмечены в скобках: ЭР.

[3] Звездочкой отмечены виды, для которых числа хромосом определены впервые (для СССР).

Cyperaceae

Carex dolichocarpa* C. A. Mey. ex V. Krecz. (определение А. Е. Кожевникова), **2n≈50. Южная окраина пос. Южно-Курильск, сфагновое болото с молинией японской, N 6745.

Droseraceae

Drosera rotundifolia L., **2n=20.** Заповедник «Курильский», кальдера вулкана Головнина, юго-восточный берег оз. Горячее, N 6758; берез оз. Кипящее, N 6760.

Geraniaceae

Geranium yesoense* Franch. et Savat. (определение Д. Ю. Цыреновой), **2n=28. Мыс Алехина, приморская равнина, N 6801.

Hydrangeaceae

Schizophragma hydrangeoides* Siebold et Zucc., **2n=28. Трасса Южно-Курильск—Менделеево, 16-й км, у тропы на мыс Столбчатый, N 6777.

Hypericaceae

Hypericum erectum* Thunb., **2n=18. Окр. пос. Горячий Пляж, на вырубке, N 6732.

Juncaceae

Juncus decipiens* (Buchenau) Nakai, **2n≈20. Мелководный водоем в 7 км к югу от пос. Южно-Курильск, N 6738.

J. prominens* (Buchenau) Miyabe et Kudo (определение В. Ю. Баркалова), **2n=40. Заповедник «Курильский», кальдера вулкана Головнина, берег оз. Кипящее, N 6763.

Lamiaceae

Clinopodium chinense* (Benth.) O. Kuntze, **2n=30. Охранная зона заповедника «Курильский», на 16-м км трассы Южно-Курильск—Менделеево, близ горячих ключей в 2 км к югу от мыса Столбчатый, N 6790 (ЭР); мыс Алехина, приморская равнина, N 6821.

C. sachalinense* (Fr. Schmidt) Koidz., **2n=16. В распадке среди крупнотравья в 2 км к югу от мыса Столбчатый, N 6815.

Prunella japonica* Makino, **2n=28. Окр. пос. Горячий Пляж, на вырубке, N 6731; у мелководного водоема в 7 км к югу от пос. Южно-Курильск, N 6734.

Scutellaria yezoensis* Kudo, **2n=16. Южная окраина пос. Южно-Курильск, у края болота близ моря, N 6819.

Liliaceae

Trillium camschatcense Ker-Gawl. (определение В. Ю. Баркалова), **2n=10.** Мыс Алехина, хвойно-широколиственный лес, N 6772.

Orchidaceae

Platanthera tipuloides (L. fil.) Lindl. (определение И. Б. Вышина), **2n=40.*** Заповедник «Курильский», кальдера вулкана Головнина, берег оз. Кипящее, N 6761.[4]

---

[4] Звездочкой у числа отмечены новые определения чисел.

Poaceae

Agrostis flaccida Hack., **2n=14**. Приморский песчаный вал в 2 км к югу от пос. Южно-Курильск, N 6748 (ЭР).

Alopecurus geniculatus L., **2n=28**. Пос. Южно-Курильск, на пустыре у дома, N 6792 (ЭР).

Beckmannia syzigachne (Steud.) Fern., **2n=14**. Южная окраина пос. Южно-Курильск, у ручья, N 6744.

Festuca vorobievii* Probat., **2n=14. Приморские скалы мыса Столбчатый, 1987, N 6824, Селедец (ЭР).

Glyceria depauperata Ohwi, **2n=20**. Берег ручья у южной окраины пос. Южно-Курильск, N 6742; на речной отмели в окр. пос. Алехино, N 6774.

Hierochloë sachalinensis (Printz) Worosch., **2n=42**. Заповедник «Курильский», кальдера вулкана Головнина, окр. оз. Горячее, вдоль дороги к кордону «Кипящее», N 6799 (ЭР).

Holcus lanatus L., **2n=14**. Окр. вулкана Головнина, 1983 г., N 6544, Баркалов, Могилевкин (VLA).

Miscanthus sinensis* Anderss., **2n=40. Заповедник «Курильский», дорога к перевалу в кальдеру вулкана Головнина, N 6802 (ЭР).

Moliniopsis japonica (Hack.) Hayata, **2n=50—54.*** Окр. пос. Южно-Курильск, 1984 г., N 6449, Цвелев (VLA, LE).[5]

Neomolinia japonica* (Franch. et Savat.) Probat., **2n=38. Охранная зона заповедника «Курильский», в распадке среди высокотравья в 2 км к югу от мыса Столбчатый, N 6783.

Panicum bisulcatum Thunb., **2n=36**. Окр. пос. Менделеево, вблизи горячих источников по тропе на мыс Столбчатый, 1983 г., N 6542, Баркалов (VLA).

Poa macrocalyx Trautv. et Mey., **2n=42**. Мыс Алехина, приморская равнина, N 6832 (ЭР). Уклоняется к следующему виду.

P. tatewakiana Ohwi, **2n=42**. Лесистый склон у дороги Серноводск—Менделеево, N 6834 (ЭР).

Sasa senanensis* (Franch. et Savat.) Rehd., **2n=48. Заповедник «Курильский», окр. оз. Горячее, на вырубке у кордона «Кипящее», N 6756.

Polygonaceae

Aconogonon weyrichii* (Fr. Schmidt) Hara (*Polygonum weyrichii* Fr. Schmidt) (определение Н. Н. Цвелева), **2n=20. Заповедник «Курильский», кальдера вулкана Головнина, берег оз. Кипящее, N 6764.

Cephalophilon nepalense* (Meissn.) Tzvel. (*Polygonum nepalense* Meissn.), **2n=48. Мыс Алехина, на вырубке, N 6794.

Rumex maritimus L., **2n=40**. Мыс Алехина, берег речки у пос. Алехино, N 6775.

Primulaceae

Naumburgia thyrsiflora (L.) Reichenb., **2n=40**. Окр. пос. Лагунное, берег мелководного водоема, N 6754.

Ranunculaceae

Caltha minor* Mill., **2n≈70. Дренажная канава в 2 км к югу от пос. Южно-Курильск, N 6747.

Ranunculus quelpaertensis* (Lévl.) Nakai, **2n=16. Заповедник «Курильский», окр. оз. Горячее, по лесному ручью близ кордона «Кипящее», N 6765.

R. repens L., **2n=32**. Заповедник «Курильский», побережье оз. Горячее, опушка леса у кордона «Кипящее», N 6768.

---

[5] Повторное изучение этого образца, опубликованного нами ранее (Соколовская, Пробатова, 1986) с числом хромосом 2n=36, показало 2n=50—54.

Rosaceae

Agrimonia japonica* (Miq.) Koidz., **2n=56. Мыс Алехина, приморская равнина, N 6804.

Fragaria yezoensis* Hara (определение В. В. Якубова), **2n=14. Окраина пос. Лагунное, низкотравный луг близ дороги на оз. Лагунное, N 6752 (ЭР).

Rubus parvifolius* L., **2n=14. Бухта Лагунная, песчаная морская терраса, N 6820.

Schisandraceae

Schisandra chinensis (Turcz.) Baill., **2n=28.** Заповедник «Курильский», побережье оз. Горячее, близ кордона «Кипящее», N 6757 (ЭР).

Scrophulariaceae

Veronica scutellata L., **2n=18.** Илистая отмель временного водоема в 2 км к югу от пос. Южно-Курильск, близ развилки дорог на Лагунное, N 6786.

Urticaceae

Laportea bulbifera (Siebold et Zucc.) Wedd., **2n=60.** Охранная зона заповедника «Курильский», на 16-м км трассы Южно-Курильск—Менделеево, близ горячих источников в 2 км к югу от мыса Столбчатый, N 6817.

Pilea hamaoi* Makino, **2n=24. У горячих ключей в распадке в 2 км к югу от мыса Столбчатый, N 6779.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Соколовская А. П., Пробатова Н. С. Числа хромосом некоторых представителей семейств *Asteraceae*, *Iridaceae*, *Poaceae*, *Primulaceae*, *Violaceae* с Дальнего Востока СССР // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 10. С. 1423—1425.

Биолого-почвенный институт ДВО АН СССР,
Владивосток,
Ленинградский государственный университет.

Получено 22 IX 1988.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.55

Опыт анализа сукцессий в травосмесях / Под ред. Б. М. Миркина. — Уфа, 1987. 120 с. Т. 500. Ц. 1 р.

L. B. ZAUGOLNOVA. (*A REVIEW*). AN ATTEMPT OF ANALYSIS OF SUCCESSIONS IN GRASS MIXTURES. 1987

Эта книга представляет собой коллективную монографию, выполненную сотрудниками трех учреждений: лаборатории геоботаники Башкирского государственного университета, лаборатории института биологии Башкирского филиала АН СССР и лаборатории кормопроизводства Башкирского НИПТИ животноводства и кормопроизводства. Таким образом, перед читателями предстал результат объединенных усилий академической, вузовской и отраслевой науки, что несомненно можно оценить как отклик на настоятельное требование времени.

В книге обобщены на хорошем научном уровне результаты трех вариантов опытов по созданию высокопродуктивных травосмесей сенокосного использования, выполненных на территории Башкирии в разных природных зонах (северная лесостепь, горно-лесная и степная зоны).

Общая цель исследования — выявить закономерности сукцессий, происходящих в посевах многолетних трав в связи с влиянием экологических (удобрения), климатических факторов и взаимодействия видов. Решение этой научной задачи было положено в основу практических рекомендаций для хозяйств Башкирской ССР. Таким образом, перед нами хороший пример законченного цикла научного исследования: от постановки задачи до практических рекомендаций.

В основу работы положен уже не раз апробированный ценопопуляционный подход, что определило глубину и оригинальность научного анализа. В качестве ведущего метода авторы использовали исследование размерного распределения растений в каждой видовой агроценопопуляции (АЦП) наряду с традиционным учетом флористического состава и урожайности компонентов травосмеси. По сути дела это первая монографическая работа в области травосеяния, где последовательно использован популяционный анализ. Четкость и последовательность применения популяционного метода, продуманность измеряемых параметров, использование статистического подхода в сочетании с разнообразием вариантов опыта позволили авторам получить обширный, интересный и ценный научный материал.

В первой главе описаны схемы опытов, дана характеристика природных условий. Хотя информация, содержащаяся в этой главе, обширна, все же читателю для понимания всего материала явно недостает таких сведений, как сроки посева и способы использования травостоя. Лишь косвенным путем удается установить, что, видимо, применялся двуукосный сенокос, но полной уверенности на этот счет все же нет. Отсутствует сопоставление по богатству почв в первом и втором опытах; в результате читателю остается лишь догадываться, что резкие различия в размере растений одного и того же вида в чистом посеве на разных опытах, видимо, связаны с различиями почвенного плодородия.

Вторая глава посвящена ключевому вопросу — описанию методики учета. Как уже было отмечено, наряду с общепринятыми хозяйственными характеристиками (ботанический состав, урожайность по видам) использовались параметры особей и популяций: средний вес растения, максимальная высота, общее число побегов, доля генеративных побегов (генеративность) и олиственность. К сожалению, авторы не объясняют, как определялся последний параметр (что принималось за 100 %), поэтому биологический смысл изменений так и остается неясным. Если для моноцентрических (дерновинных и стержнекорневых) видов единицей измерения скорее всего выступала особь, то у длиннокорневищного (полицентрического) вида — костра безостого — такой единицей служил побег. Для изучения АЦП этого вида использован широкий набор (12) параметров, что определяет возможности углубленного анализа поведения этого вида, но при этом отсутствует одна довольно важная для оценки интенсивности разрастания характеристика — число парциальных кустов, так как с морфологической точки зрения именно они являются источниками образования как надземных побегов, так и корневищ. К сожалению, анализ численности у других видов проводился выборочно по вариантам и довольно поздно по времени (на 6—8-м году жизни посева), что не позволяет использовать этот важный параметр для анализа динамики АЦП. Для характеристики структуры АЦП использовано понятие виталитета, разработанное Ю. А. Злобиным. Правда, авторы приходят к заключению, что принцип, предложенный Ю. А. Злобиным для выделения типов популяций по виталитету, не подходит для того объекта, с которым авторы имели дело. Можно также добавить, что, по нашим наблюдениям (Ценопопуляции растений, 1988), размерная дифференциация может быть неодинаковой в разных возрастных группах; кроме того, размерная дифференциация одновременно отражает и возрастное состояние растений, что в совокупности затрудняет интерпретацию виталитетных спектров целой популяции.

Авторы впервые используют для анализа структуры агроценоза и его динамики понятие виолентности, которая понимается как способность «удерживать и увеличивать объем ниши в сообществе» (с. 15). При этом объем ниши считается пропорциональным образуемой фитомассе, что само по себе не очевидно и требует обоснования. К сожалению, авторы не акцентируют внимания на том обстоятельстве, что два предлагаемых ими способа оценки виолентности (на основе биоморфологических параметров организма и по долевому вкладу АЦП в фитомассу сообщества) относятся к разным уровням: организму и популяции. Только тогда, когда эти параметры не совпадают, выясняется, что они не идентичны, не могут заменить друг друга и отражают разные аспекты видовой стратегии. Именно эти обстоятельства не позволяют мне согласиться с теми способами оценки виолентности, которые используют авторы работы. Если виолентность — популяционный признак, то необходимо, чтобы он в качестве составляющей включал такой показатель, как плотность (численность) особей или других счетных единиц. Именно потому, что в процессе онтогенеза одного поколения численность особей падает, а размер до определенного времени увеличивается, и затем падает, показатели мощности особей и мощности (виолентности) АЦП могут не совпадать.

Третья, четвертая и пятая главы посвящены описанию и анализу результатов конкретных экспериментов. Все главы построены по одному плану, что определяет четкую конструкцию самой работы; главы включают характеристику изменения параметров особей и АЦП в связи с возрастом посева по всем культурным видам растений, набор которых традиционен и довольно разнообразен (9 видов), характеристику сукцессии внедряющихся видов (видовое разнообразие и фитомасса), анализ виолентности (относительной роли) культурных видов.

В третьей главе авторы рассматривают влияние режима минерального питания на сукцессии в травосмесях в сопоставлении с чистыми посевами. Несомненной заслугой авторов является сама попытка разработать и провести на конкретных примерах анализ столь сложного и многофакторного комплекса; поэтому хочется отметить высокую научную компетенцию авторов, которые не только смогли собрать поистине огромный материал, но разработать алгоритм его анализа.

Общий характер динамики видовых АЦП во всех опытах хорошо согласуется с представлениями о длительности онтогенеза видов, его ускорением под влиянием благоприятных условий и соответственно более быстрым выпадением видов из состава травосмеси, с представлением об одновершинном характере онтогенетических кривых продуктивности организма. Можно заметить, что использование относительных оценок (например, генеративности, виолентности) всегда чревато противоречиями, поэтому читателю хотелось бы видеть и абсолютные оценки в таком виде, чтобы можно было проверить как свои гипотезы, так и утверждения авторов. Иногда авторы лишь констатируют факт, притом в настолько общем виде, что интересные наблюдения от них ускользают. Так, они отмечают, что овсяница при удобрении в травосмеси ведет себя иначе, чем в чистом посеве: максимум продуктивности в травосмеси приходится на 4-й год, а в чистом смещается на 2-й, при этом остается без внимания, что абсолютные показатели продуктивности весьма сходны (15.3—15.7 г), т. е. в исследованной ситуации межвидовые взаимодействия влияют лишь на темпы развития, не сказываясь на самой величине продуктивности. К сожалению, в связи с разным характером учетных единиц материал по костру не всегда сопоставим с другими, хотя тот материал, которым обладают авторы, дает такую возможность путем сопоставления абсолютных показателей урожая фитомассы. В этой главе наиболее интересным представляется вывод о несовпадении максимума продуктивности особей и АЦП. Он принципиально важен, так как показывает недостаточность использования только параметров организма для понимания механизмов динамики видов в процессе сукцессии.

Глава четвертая посвящена оценке влияния различного видового состава травосмесей на популяционные и организменные параметры. Анализ огромного фактического материала позволяет авторам выявить специфику поведения каждого культурного вида на основе сопоставления параметров в чистом посеве и смесях разного состава. В качестве общего свойства можно отметить параболический характер изменения кривых продуктивности особей в онтогенезе; виды различаются по абсолютным показателям и положению максимальных точек, что в конечном итоге и приводит к изменению виолентности каждого вида в процессе сукцессии. Однако не обсуждается, какую роль при этом может играть интенсивность отмирания и вегетативного размножения. Интересные закономерности выявлены для костра безостого: резкое увеличение числа надземных побегов при уменьшении их высоты и степени генеративности в год с экстремальными условиями; падение прироста корневищ по длине, но увеличение по фитомассе в этой же ситуации. Эти связи трудно было бы предположить, они помогают понять механизмы популяционных и организменных реакций у длиннокорневищных растений. В результате этого опыта авторы получают возможность определить ценотические позиции культурных компонентов в зависимости от состава смеси: наиболее устойчивыми оказываются ежа и костер; к сожалению, авторы не делают попытки объяснить это, а лишь констатируют факты. Но ведь именно выявление причинных связей позволяет предвидеть последствия развития в других условиях и при иных вариантах. Вопрос о виолентности видов на основе анализа их относительного участия трудно решать без сопоставления общего уровня продуктивности фитомассы; если для смеси этот показатель еще можно почерпнуть из графиков, то по чистым посевам такой материал приводится лишь частично. Сами авторы (с. 59) вскользь отмечают как одну из причин более слабой виолентности видов в чистых посевах их загущение (правда, соотношение может быть для одного и того же вида различно в разных условиях — например, у овсяницы в 1 и 2-м опытах). Отсюда понятно, что без какой-либо (хотя бы косвенной) оценки степени напряженности конкурентных отношений в работах такого типа обойтись трудно. Материалы этой книги еще раз подтверждают то, что известно еще из работ В. Н. Сукачева: результаты внутри- и межвидовых взаимоотношений подвижны и соотношения параметров в чистых и смешанных посевах будут меняться в зависимости от многих факторов. Именно поэтому так важно разрабатывать подходы к моделированию этих процессов, и материалы, имеющиеся в книге, несомненно будут этому способствовать.

В четвертой главе интересен параграф, посвященный размерной дифференциации особей разных видов; отмечено совпадение общих закономерностей дифференциации с теми, что отмечены другими авторами: асимметричность распределения по числу побегов и фитомассе и относительная симметричность по высоте побегов. К сожалению, распределение изучалось сразу у всей АЦП, в результате авторы потеряли возможность получить оригинальный материал, который позволил бы выявить видовые различия по этому признаку. Характер распределения особей по размеру может отличаться у разных возрастных групп одного вида, поэтому было бы полезно построить кривые распределения хотя бы для трех групп: прегенеративных, молодых и зрелых генеративных растений.

Анализ рядов виолентности позволяет показать динамику смены доминантов и выявить последовательность видов по степени проявления этого признака, что несомненно имеет прогностическое значение. Авторы объясняют несовпадение максимума продуктивности популяции и веса особи (очень ярко выраженное у овсяницы) тем, что к концу онтогенеза (на 7—8-й год жизни) сохраняются лишь самые крупные растения, однако на гистограмме распределения преобладание явно на стороне мелких растений. Возможно, это результат вегетативного размножения, но тогда гипотеза авторов требует доработки; она также не согласуется и с характером распределения в течение 3—6-го года существования: доля мелких особей не имеет тенденции к снижению. Мне кажется, что этого противоречия удалось бы избежать при рассмотрении распределений отдельно по возрастным группам.

В заключение работы помещены содержательные и четко сформулированные выводы, которые несомненно будут способствовать дальнейшему развитию наших представлений о сукцессиях травосмесей. Эта работа содержит обширный и ценный научный материал, вызывает желание к углубленному его анализу и вносит весомый вклад в разработку популяционных подходов к проблемам агрофитоценологии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 183 с.

Л. Б. Заугольнова.

Проблемная биологическая лаборатория МГПИ,
Москва.

Получено 21 II 1989.

CONTENTS

Page

Barkman J. Modern concepts of vegetative cover continuity and discontinuity and of the nature of plant communities in the Braun-Blanquet school of phytosociology 1545

Shtephyrtza A. G. Representatives of the genera *Myrica*, *Carya*, *Punica* and *Periploca* in the early Sarmatian flora of Bursuk (Moldavia) 1552

Dubyna D. V. Flora of plavni-littoral landscape of the Northern Black Sea regions and its structural-comparative analysis 1559

Sedelnikova N. V., Lashchinskiy N. N., Luzanov V. G. Epiphitic lichens of chernevoy forests of Salair (the Altai-Sayan mountain system) 1572

Rebristaya O. V., Shmidt V. M. On the constants of spatial diversity and of specific level of species richness in floras (as examplified by concrete floras of Yamal) 1584

COMMUNICATIONS 1594

Sedova T. V. Algal nuclei: their classification and main structural types in *Chlorococcum* (*Chlorophyta*) 1594

Plyushch T. A. Allium-type embryo sac ultrastructure in *Scilla sibirica* (*Liliaceae*) and *Nicotiana rustica* (*Solanaceae*) 1598

Khvedynich O. A. Nuclei functioning in embryo sac cells of some angiosperm species 1603

Bolkhovskikh Z. V. Cytological investigation of some populations of *Ornithogalum obconicum* (*Liliaceae*) from the territory of the Armenian SSR 1612

Rytova N. G. The formation of the open schizogenic splits during early morphogenesis of palm leaf 1618

Saksonov S. V. The herbarium of the Zhigulyevsk reservation 1630

Zaslavskaya T. M. An outline of vegetation in the tundra part of the Anyuy Upland (the Western Chukotka) 1634

Shutov V. V. On dynamics of *Vaccinium myrtillus* (*Ericaceae*) coenopopulations . . . 1646

Sheremetev S. N. Ecological characterization of *Artemisia frigida* (*Asteraceae*) and *Iris dichotoma* (*Iridaceae*) water relations in the eastern parts of Mongolian People's Republic 1651

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 1660

Khursevich G. K., Moisseeva A. I., Sukhova G. A. *Concentrodiscus*, a new genus of the family *Stephanodiscaceae* (*Bacillariophyta*) 1660

Nguen To Quyen. The new species and nomenclature combinations in the genus *Sinocalamus* (*Poaceae*, *Bambusoideae*) 1661

Kotukhov Ju. A. A new species of the genus *Gagea* (*Liliaceae*) from the Southern Altai . . 1663

Botschantzev V. P., Akhani H. A new section and a new species of the genus *Salsola* (*Chenopodiaceae*) from the Southern Iran 1664

FLORISTIC FINDINGS 1667

Averyanov L. V., Duong Duc Huyen. Rare species of the genus *Dendrobium* (*Orchidaceae*) in the Vietnamese flora 1667

CHROMOSOME NUMBERS 1669

Tasenkevitch L. A., Vysotskaja E. I., Vorobetz N. K. Chromosome numbers in rare and endemic species of vascular plants from the Ukrainian Carpathians 1669

Semerenko L. V. Chromosome numbers in some members of the families *Asteraceae*, *Fabaceae*, *Orchidaceae* and *Poaceae* from the Berezinsky biosphere reservation (Byelorussia) flora 1671

Starodubtsev V. N. Chromosome numbers in the species of the families *Aceraceae*, *Brassicaceae*, *Cyperaceae*, *Euphorbiaceae*, *Papaveraceae* and *Ranunculaceae* from the Soviet Far East 1674
Probatova N. S., Sokolovskaya A. P., Rudyka E. G. Chromosome numbers in some species of vascular plants from the Kunashir Island (the Kuril Islands) 1675

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 1679

Zaugolnova L. B. (*A review*). An attempt of analysis of successions in grass mixtures. 1987 1679

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Баркман Я. Современные представления о непрерывности и дискретности растительного покрова и природе растительных сообществ в фитосоциологической школе Браун-Бланке 1545
Штефырца А. Г. Представители родов *Myrica*, *Carya*, *Punica* и *Periploca* в раннесарматской флоре Бурсука (Молдавия) 1552
Дубына Д. В. Флора плавнево-литорального ландшафта Северного Причерноморья и ее структурно-сравнительный анализ 1559
Седельникова Н. В., Лащинский Н. Н., Лузанов В. Г. Эпифитные лишайники черневых лесов Салаира (Алтае-Саянская горная система) 1572
Ребристая О. В., Шмидт В. М. О константах пространственного разнообразия и удельного уровня видового богатства флор (на примере конкретных флор Ямала) . . . 1584

СООБЩЕНИЯ 1594

Седова Т. В. Классификация ядер водорослей и их основные структурные типы у *Chlorococcum* (*Chlorophyta*) 1594
Плющ Т. А. Ультраструктура зародышевого мешка Allium-типа у *Scilla sibirica* (*Liliaceae*) и *Nicotiana rustica* (*Solanaceae*) 1598
Хведынич О. А. Функционирование ядер в клетках зародышевых мешков некоторых видов покрытосеменных 1603
Болховских З. В. Цитологическое исследование нескольких популяций *Ornithogalum obconicum* (*Liliaceae*) с территории Армянской ССР 1612
Рытова Н. Г. Образование открытых схизогенных полостей в ходе морфогенеза листовых зачатков у пальм 1618
Саксонов С. В. Гербарий Жигулевского заповедника 1630
Заславская Т. М. Очерк растительности тундровой части Анюйского нагорья (Западная Чукотка) 1634
Шутов В. В. О динамике ценопопуляций *Vaccinium myrtillus* (*Ericaceae*) 1646
Шереметьев С. Н. Экологическая характеристика водного режима *Artemisia frigida* (*Asteraceae*) и *Iris dichotoma* (*Iridaceae*) в восточной части МНР 1651

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 1660

Хурсевич Г. К., Моисеева А. И., Сухова Г. А. *Concentrodiscus* — новый род семейства *Stephanodiscaceae* (*Bacillariophyta*) 1660
Нгуен То Куен. Новый вид и номенклатурные комбинации в роде *Sinocalamus* (*Poaceae*, *Bambusoideae*) 1661
Котухов Ю. А. Новый вид рода *Gagea* (*Liliaceae*) из Южного Алтая 1663
Бочанцев В. П., Ахани Х. Новая секция и новый вид рода *Salsola* (*Chenopodiaceae*) из южного Ирана 1664

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 1667

Аверьянов Л. В., Зыонг Дык Гуен. Редкие виды рода *Dendrobium* (*Orchidaceae*) во флоре Вьетнама 1667

ЧИСЛА ХРОМОСОМ 1669

Тасенкевич Л. А., Высоцкая Е. И., Воробец Н. К. Числа хромосом редких и эндемичных видов сосудистых растений Украинских Карпат 1669
Семеренко Л. В. Числа хромосом некоторых представителей семейств *Asteraceae*, *Fabaceae*, *Orchidaceae*, *Poaceae* флоры Березинского биосферного заповедника (БССР) 1671

Стародубцев В. Н. Числа хромосом видов семейств *Aceraceae*, *Brassicaceae*, *Cyperaceae*, *Euphorbiaceae*, *Papaveraceae*, *Ranunculaceae* с Дальнего Востока СССР 1674
Пробатова Н. С., Соколовская А. П., Рудыка Э. Г. Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений о-ва Кунашир, Курильские острова 1675

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1679

Заугольнова Л. Б. (*Рецензия*). Опыт анализа сукцессий в травосмесях. 1987 1679

ВНИМАНИЮ АВТОРОВ!

Академия наук СССР объявляет в 1990 г. конкурс на соискание премии им. В. Л. Комарова

Премия имени В. Л. Комарова (в размере 2000 рублей) присуждается один раз в три года в знаменательную дату 13 октября, т. е. в день рождения академика В. Л. Комарова, советским ученым за лучшие работы в области ботаники, систематики, анатомии и морфологии растений, ботанической географии и палеоботаники.

Срок представления работ — до 13 июля 1990 г.

В общих положениях о присуждении премий АН СССР отмечается нижеследующее.

Премии присуждаются за отдельные лучшие научные работы, открытия, изобретения, а также за серии научных работ по единой тематике; на соискание премий могут быть представлены работы, как правило, отдельных авторов. При представлении коллективных работ указываются лишь ведущие авторы, но не более трех человек.

Право выдвижения кандидатов на соискание золотых медалей и премий представляется:

академикам и членам-корреспондентам Академии наук СССР и академий союзных республик;

научным учреждениям, высшим учебным заведениям;

научным и инженерно-техническим обществам;

научно-техническим советам государственных комитетов, министерств, ведомств; техническим советам промышленных предприятий; конструкторским бюро;

научным советам Академии наук СССР и других ведомств по важнейшим проблемам науки.

При выдвижении кандидата на соискание премии необходимо не позднее чем за три месяца до даты присуждения, т. е. **до 13 июля 1990 г.**, представить в Академию наук СССР (117901, ГСП, Москва, В-71, Ленинский проспект, 14) с надписью «На соискание премии им. В. Л. Комарова»:

а) мотивированное представление, включающее научную характеристику работы, ее значение для развития науки и народного хозяйства;

б) опубликованную научную работу (серию работ), материалы научного открытия или изобретения в 3 экземплярах;

в) сведения об авторе (перечень основных научных работ, открытий, изобретений, место работы и занимаемая должность, домашний адрес);

г) справку о внедрении результатов работы в народное хозяйство.

Работы, удостоенные Ленинской премии, Государственной премии СССР, а также именных премий Академий наук союзных республик и отраслевых академий, на соискание премии им. В. Л. Комарова не принимаются.

Решение Президиума АН СССР о присуждении премии публикуется в «Вестнике АН СССР» и в «Известиях АН СССР», серия биологическая. Диплом о присуждении премии вручается на годичном Общем собрании Академии наук СССР (первая декада марта 1991 г.).

Председатель Экспертной комиссии
по премии им. В. Л. Комарова
академик
А. Л. ТАХТАДЖЯН

Ученый секретарь комиссии
З. В. КАРАМЫШЕВА

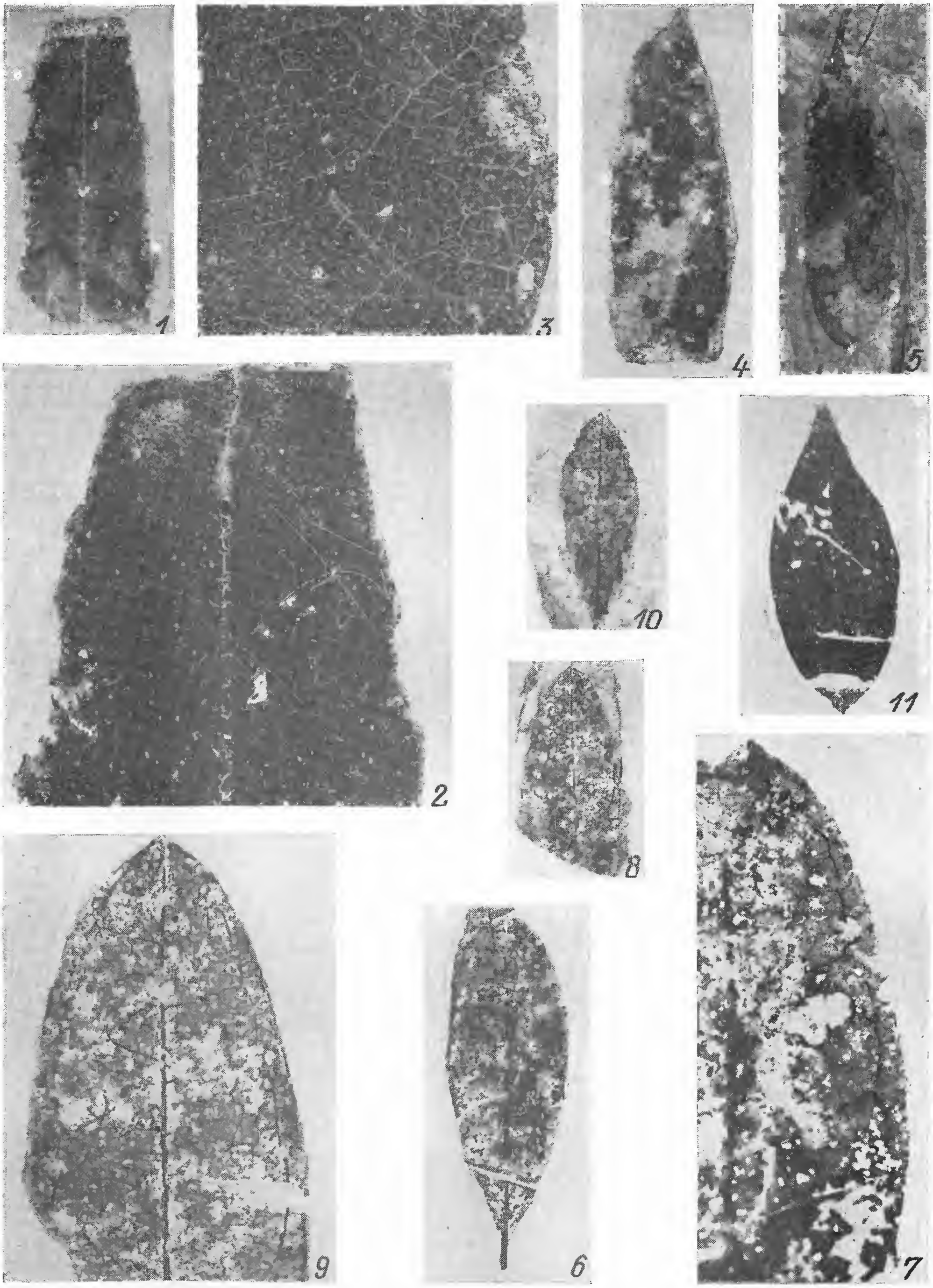


Таблица I. *Myrica laevigata* (*1—5*), *Punica paleogranatum* (*6—10*), *Periploca kryshtofovichii* (*11*).

1 — опт. 703, нат. вел.; *2* — его деталь, ×3; *3* — его деталь, ×5; *4* — отп. 702, нат. вел.; *5* — отп. 697, нат. вел.; *6* — отп. 719, нат. вел.; *7* — его деталь, ×2.5; *8* — отп. 720, нат. вел.; *9* — его деталь, ×3; *10* — отп. 20, нат. вел.; *11* — отп. 728, нат. вел.

К с. 1553

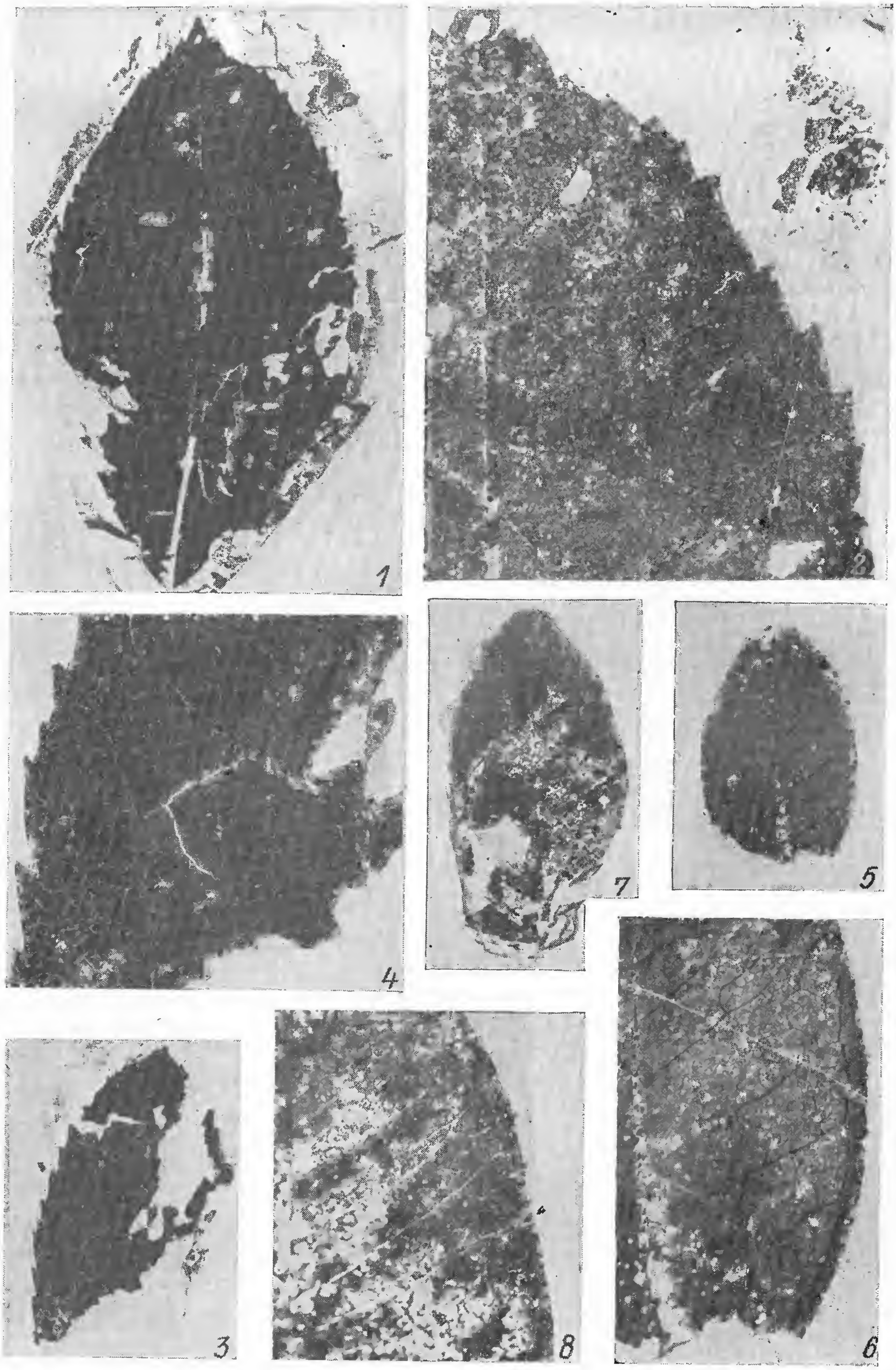


Таблица II. *Carya denticulata* (*1—4*), *Periploca graeca* (*5*, *6*), *P. kryshtofovichii* (*7*, *8*).

1 — отп. 655, нат. вел.; *2* — его деталь, ×3; *3* — отп. 658, нат. вел.; *4* — его деталь, ×2; *5* — отп. 729, нат. вел.; *6* — его деталь, ×2.8; *7* — отп. 730, нат. вел.; *8* — его деталь, ×2.

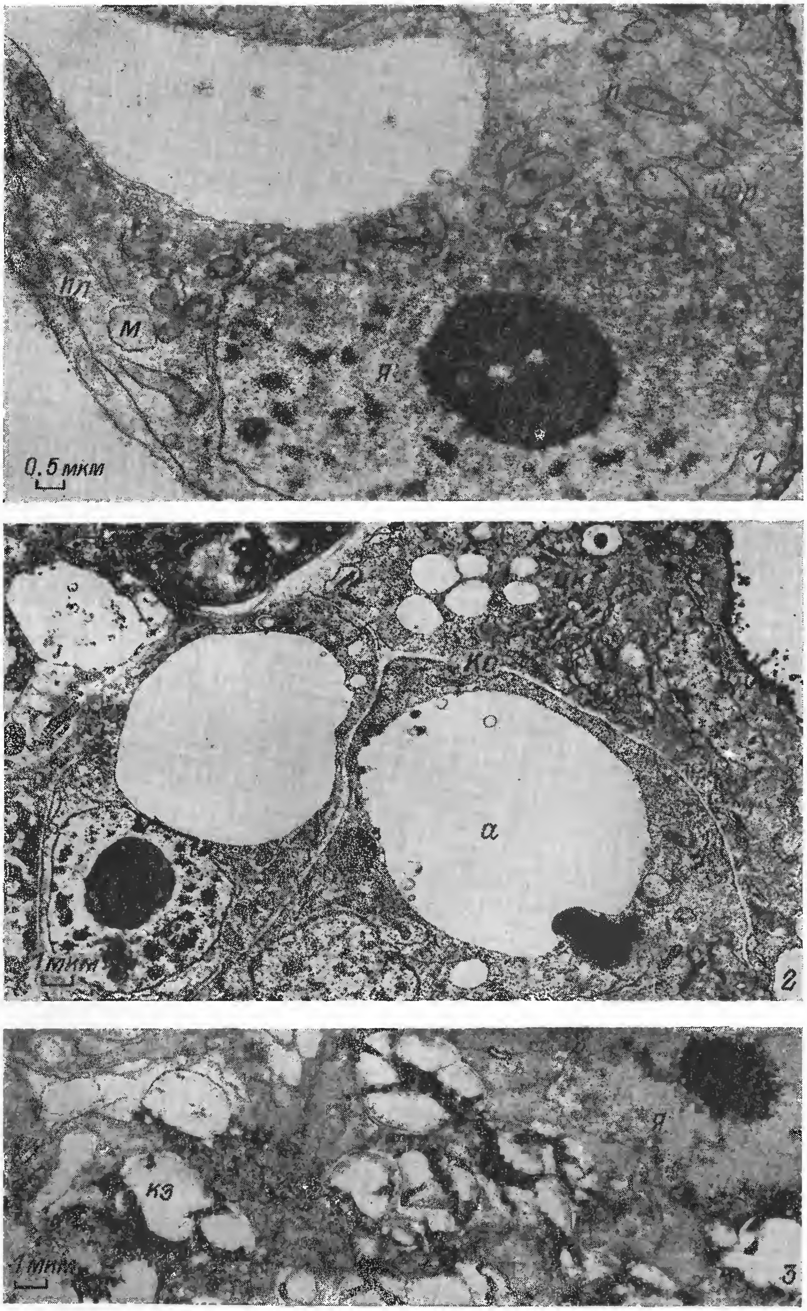


Таблица III. Зародышевый мешок *Nicotiana rustica* до оплодотворения.

1 — фрагмент яйцеклетки; *2* — фрагменты антипод и центральной клетки; *3* — фрагмент центральной клетки, при созревании зародышевого мешка в ее пластидах накапливается много крахмала. *кз* — крахмальное зерно, *ко* — клеточная оболочка, *цэр* — цистерноидный эндоплазматический ретикулум. Остальные обозначения те же, что на табл. I и II.

К ст. Г. К. Хурсевич, А. И. Моисеевой, Г. А. Суховой, с. 1661

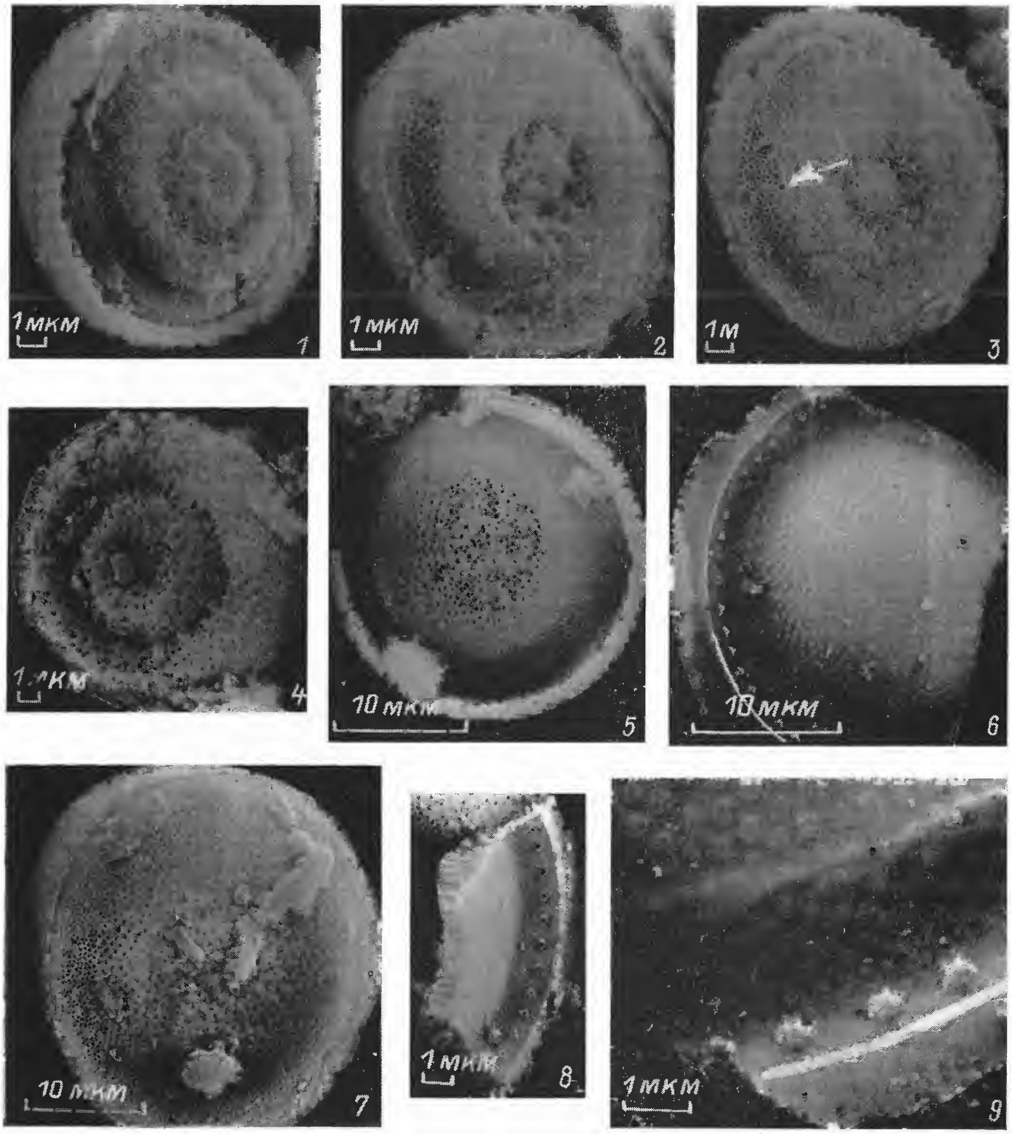


Таблица. *Concentrodiscus abnormis*.

1—4 — створки с различной структурой выпуклых и вогнутых концентрических зон на наружной поверхности (*3* — стрелкой показано отверстие двугубого выроста); *5*, *7* — створки со слабовыпуклой лицевой частью; *6* — внутренняя поверхность створки с краевым кольцом выростов с опорами и одним двугубым выростом; *8* — фрагмент створки и слои через ареолы с внутренней поверхности; *9* — структура края створки с внутренней поверхности.

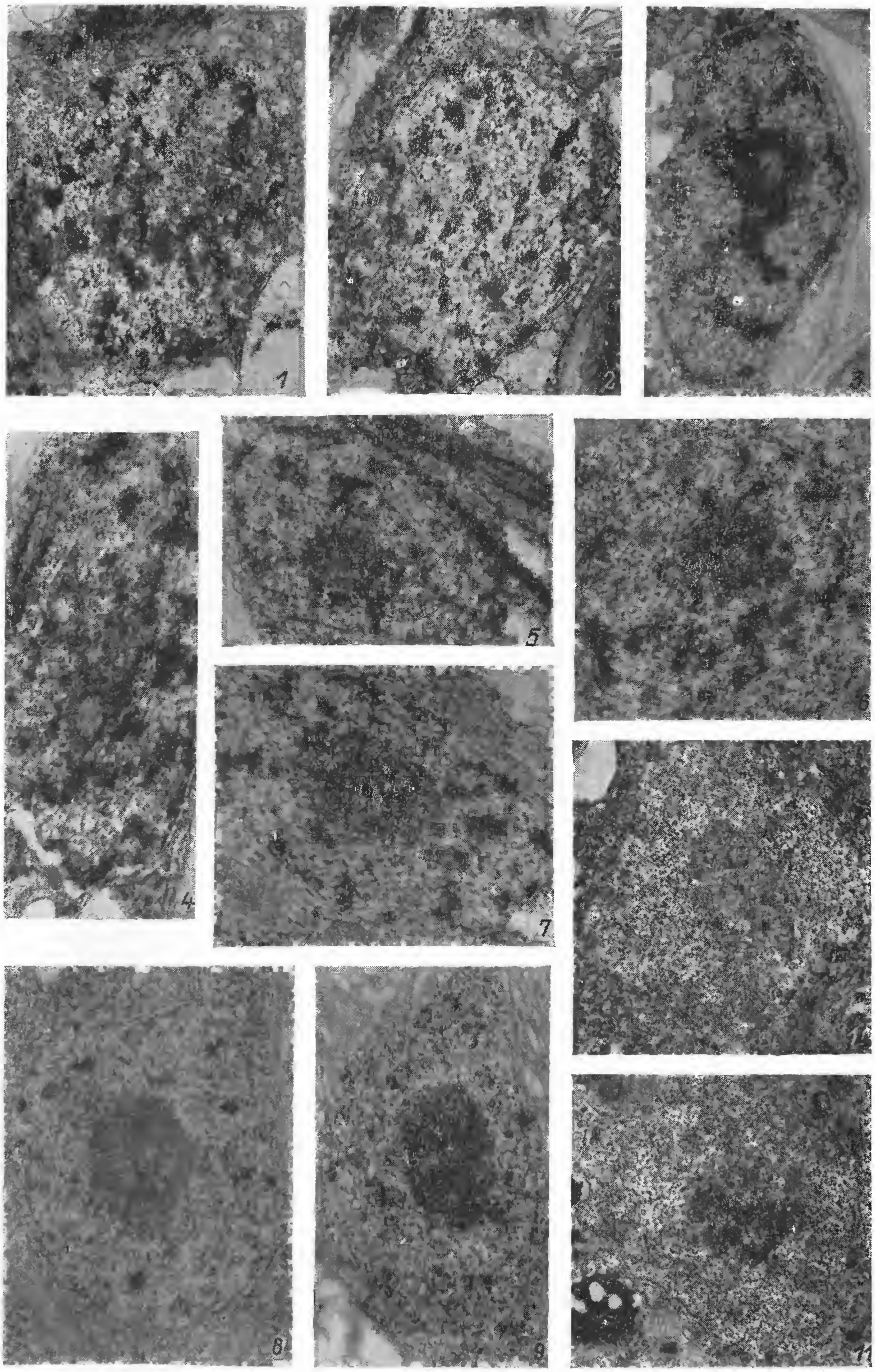


Таблица I. Интерфазные ядра *Chlorococcum* на разных фазах его жизненного цикла.

1—10 — *Ch. hypnosporum*: *1*, *2* — ядра апланоспор (*1* — ×21 000, *2* — ×25 000); *3—5* — ядра зооспор (*3*, *4* — ×23 000, *5* — ×21 000); *6—7* — ядра молодых вегетативных клеток (*6* — ×20 000, *7* — ×21 000); *8—10* — ядра взрослых вегетативных клеток разного возраста (*8* — ×17 000, *9* — ×14 000, *10* — ×21 000); *11* — ядро взрослой вегетативной клетки *Ch. acidum* (×17 000).

К с. 1596

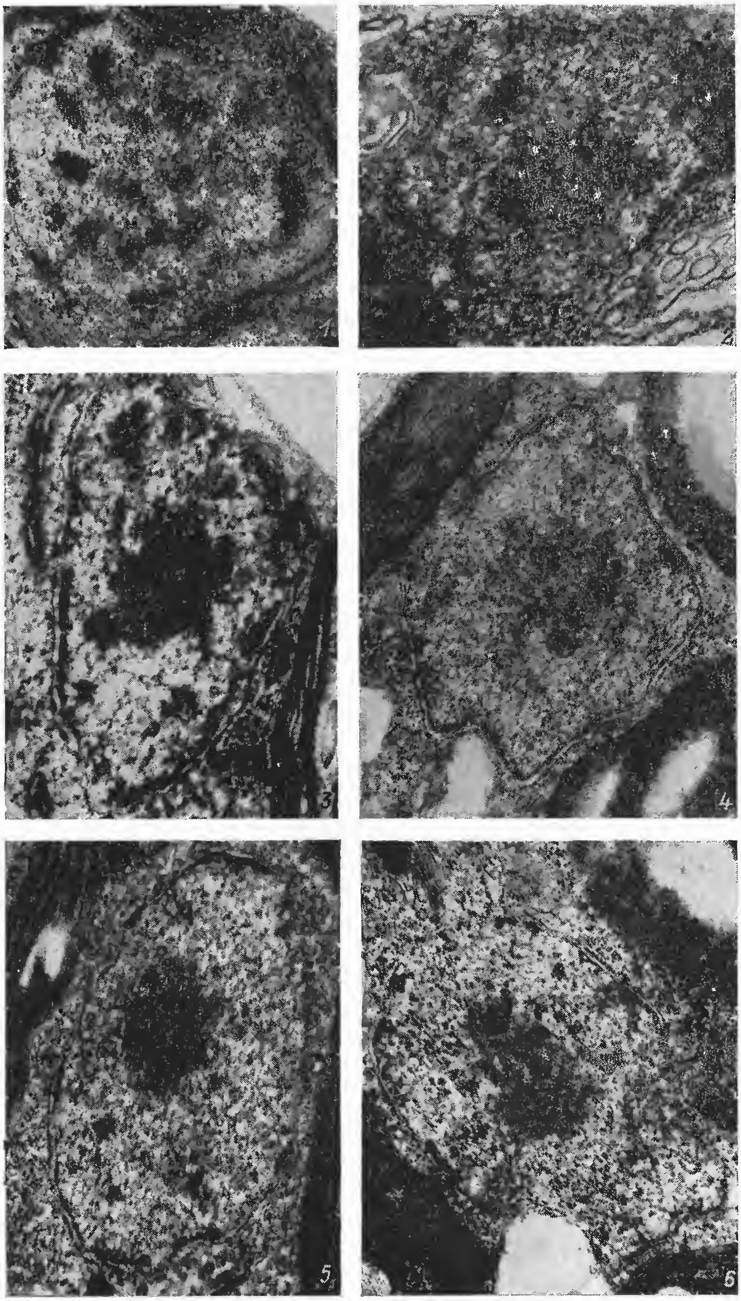


Таблица II. Особенности строения интерфазных ядер в молодых вегетативных клетках разных видов *Chlorococcum*.

1 — *Ch. novae angliae* (×20 000); 2—3 — *Ch. macrostigmatum* (2 — ×32 000, 3 — ×34 000); 4 — *Ch. pulchrum* (×26 000); 5 — *Ch. oleofaciens* (×22 000); 6 — *Ch. acidum* (×29 000).

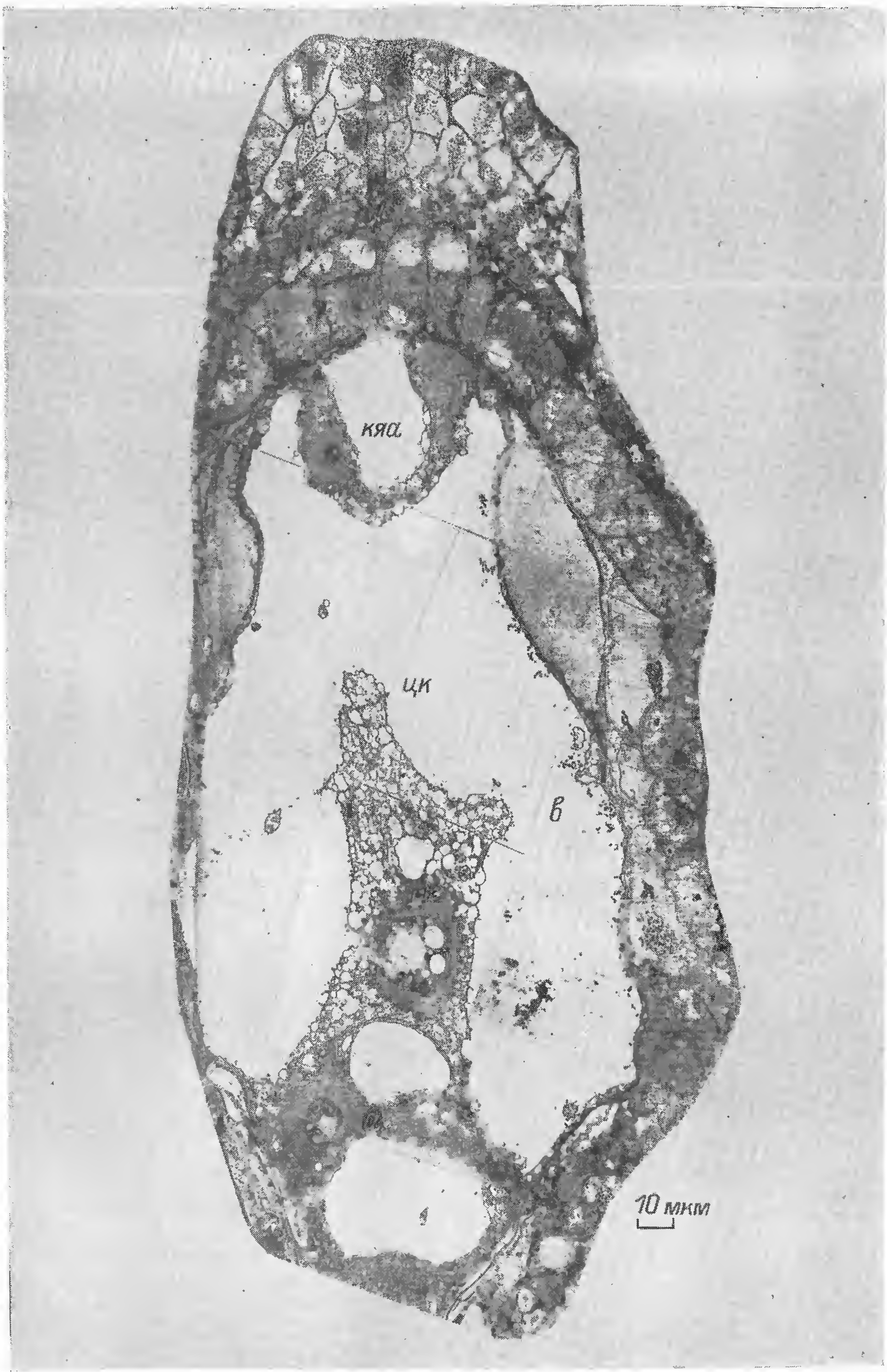


Таблица I. Зародышевый мешок *Scilla sibirica* до оплодотворения.

а — антипода, *в* — вакуоль, *кяа* — клетки яйцевого аппарата, *цк* — центральная клетка, *я* — ядро.

К с. 1599

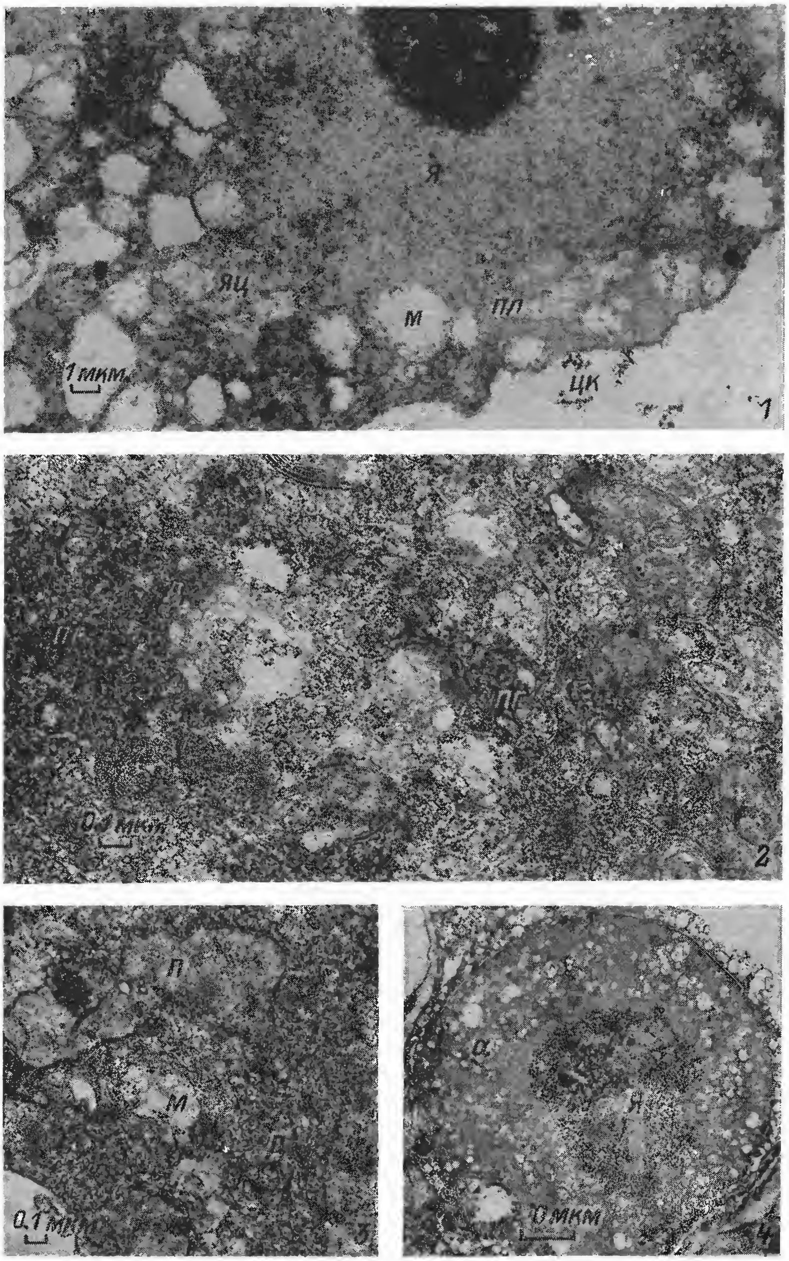


Таблица II. Зародышевый мешок *Scilla sibirica* до оплодотворения.

1 — фрагменты яйцеклетки и центральной клетки; *2* — фрагмент синергиды, большая часть пузырьков Гольджи с электронно-плотным (фибриллярно-гранулярным) содержимым; *3* — фрагмент антиподы; *4* — антипода. *д* — диктиосома, *м* — митохондрия, *п* — пластида, *пл* — плазмалемма, *пг* — пузырек Гольджи, *яц* — яйцеклетка. Остальные обозначения те же, что на табл. I.

1 р. 90 к.

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 *Ботанический журнал, 1989. Т. 74. № 11. 1545—1688.*